

ESTUDIOS BIOLOGICOS EN EL ENTEROPNEUSTO *PTYCHODERA FLAVA*
 ESCHSCHOLTZ, 1825, DE BAHIA CONCEPCION, CHILE.
 I: ASPECTOS MORFOLOGICOS Y ECOLOGICOS

BIOLOGICAL STUDIES ON THE ENTEROPNEUST PTYCHODERA FLAVA
ESCHSCHOLTZ, 1825, FROM CONCEPCION BAY, CHILE.
I: MORPHOLOGICAL AND ECOLOGICAL FEATURES

Matilde E. Uribe¹ y Alberto P. Larrain²

RESUMEN

Este es el primer estudio y registro para Chile y el Pacífico Sud-oriental de *Ptychodera flava* Eschscholtz, 1825 (Hemichordata: Enteropneusta). Esta especie es abundante en el bentos intermareal de la localidad de La Cata, en la playa de Lirquén, Bahía de Concepción (36°40'S; 73°02'W).

A través de un estudio de la morfología interna fue posible detectar todos los caracteres diagnósticos para clasificar los especímenes estudiados en la familia Ptychoderidae, que coinciden exactamente con la diagnosis original, excepto el órgano racemoso en la pared dorsal de la abertura bucal, por lo que se propone una enmienda a la diagnosis genérica de *Ptychodera*.

Los animales alcanzan hasta 40 cm de longitud. Muestran gran capacidad de contracción en respuesta a estímulos luminosos y mecánicos. La ausencia de juveniles pequeños sugiere que las larvas tienen lugares diferentes de fijación, y que los juveniles reclutan al intermareal cuando alcanzan tamaños mayores de 2-5 cm.

El cuerpo está dividido en pro-, meso- y metasoma, cubierto por una epidermis de células ciliadas y células glandulares que producen mucus con olor característico. Cada región posee celoma propio, que contiene los órganos y tejidos muscular y conjuntivo. El prosoma o probósceide es un órgano muscular cuya contractibilidad le permite penetrar el sustrato y cavar la madriguera. En su interior se encuentra el pericardio o corazón funcional, el seno

central o tubo cardíaco, el glomérulo, de probable función excretora y un esqueleto cartilaginoso. El mesosoma o collar es un segmento intermedio en el que se encuentra la cavidad bucal, la cuerda del collar que representa un órgano nervioso central, y la estomocorda, un divertículo anterior de la cavidad de la boca, análogo a la notocorda de Cordados. El metasoma o tronco tiene tres regiones, la región branquiogenital, que lleva la faringe perforada y las gónadas, la región hepática, con un intestino con numerosas saculaciones, y la región posthepática, con un tubo intestinal en el que se encuentran dos surcos ciliados longitudinales y un repliegue o banda de tejido denominada pigocorda.

PALABRAS CLAVES: Hemichordata, Enteropneusta, *Ptychodera flava*, morfología, ecología, nuevo registro, Pacífico Sud-oriental.

ABSTRACT

This is the first report of *Ptychodera flava* Eschscholtz, 1825 (Hemichordata: Enteropneusta) in Chile and the South-eastern Pacific. It is abundant in the intertidal benthos at La Cata, Lirquén, Bay of Concepción.

All the morphologic internal diagnostic features of the family Ptychoderidae were recognized, except the racemose organ in the dorsal wall of the mouth. A modification of the generic diagnosis is consequently proposed herein.

The larger specimens attain up to 40 cm. They are highly contractile in response to mechanical and light stimuli. The absence of small juveniles suggests the larvae

¹ Depto. Ciencias Básicas, U. de Concepción - Los Angeles.

² Depto. Zoología, U. de Concepción.

settle in different environments and recruit into the intertidal after reaching over 2-5 cm

The body is divided into pro-, meso- and metasome, covered by epidermis with ciliated and secretory cells that produce mucus with a characteristic odour. Each body region has its own celome, housing internal organs and muscle and connective tissues. The prosome or proboscis is a muscular organ active in burrowing. Inside it there are several organs, including the pericardium or functional heart, the central sinus or heart tube, the glomerulus, probably an excretory organ, and a cartilaginous skeleton. The mesosome or collar is a intermediate segment that carries the buccal cavity, the collar-chord, actually a central nervous organ, and the stomochord, a diverticulum of the buccal cavity projected anteriorly, analogous to the notochord of Chordates. The metasome or trunk is divided in three parts, a branchiogenital region, with a perforated pharynx and gonads, a hepatic region, with a sacculated intestine, and a post-hepatic region, with an intestinal tube with two ciliated longitudinal grooves and a midventral band of cells called pygochord.

KEYWORDS: Hemichordata. Enteropneusta. *Ptychodera flava*, morphology, ecology, new record, South-Eastern Pacific

INTRODUCCION

El Phylum Hemichordata constituye un pequeño grupo de animales exclusivamente marinos, vermiformes, hasta hace poco considerados un Subphylum de los cordados (Barnes, 1984). Son celomados enterocélicos, con cuerpo y región celómica dividido en pro-, meso- y metasoma, de longitud desigual y diferente estructura, solitarios o coloniales. La Clase Enteropneusta está constituida por los llamados "gusanos bellota", los más frecuentes y mejor conocidos de los hemicordados. Son solitarios, residentes de aguas someras, micrófagos, excavan madrigueras en el lodo y la arena. Son frágiles, siendo difícil obtener especímenes grandes absolutamente intactos (Barnes, 1984; Dawydoff, 1948; Hyman, 1959; Meglitsch, 1978), lo que es confirmado con nuestra experiencia.

El cuerpo es cilíndrico, elongado, con faringotremia, simetría bilateral, sin apéndices externos ni exoesqueleto. Está cubierto con una secreción mucosa con un penetrante olor a yodoformo (De Jorge *et al.*, 1965; Ashworth y Cormier, 1967). Poseen capacidad locomotora limitada y el movimiento en el interior de la madriguera se logra por alargamiento, fijación y contracciones peristálticas de la probóscide (Barnes, 1984).

La biosistemática de la clase está en discusión, con muchas especies de localidades únicas o descritas sobre la base de un único espécimen (Hyman, 1959; Scheltema, 1987). Existe una reconocida variabilidad intraespecífica y probablemente muchas de estas "especies" son sólo ecofenomorfos (Rao, 1952). La distribución conocida de los enteropneustos está limitada a aguas cálidas tropicales y subtropicales, siendo el género *Ptychodera* pantropical, y la especie *Ptychodera flava* probablemente la más ampliamente distribuida. Se la conocía hasta ahora en el Indo-Pacífico, desde el Mar Rojo y Mozambique hasta las islas Galápagos (Hyman, 1959), pero en general se desconocía su presencia en el Pacífico Sudoriental.

Este trabajo tuvo por finalidad estudiar una población de enteropneustos del intermareal de la playa de Lirquén, Bahía de Concepción. Se buscaron especialmente los siguientes caracteres de la morfología externa e interna por su importancia biosistemática: alas genitales, sacos hepáticos, septos laterales del celoma del tronco, constricciones ("bourrelets") parabranquiales, sinaptículos de la faringe, surcos ciliados intestinales, pigocorda de la región postbranquial del tubo digestivo, esqueleto del collar ("crura") y ubicación de gónadas y gonoductos. Entre los caracteres diagnósticos, investigados con mayor detalle están: septos laterales, constricciones parabranquiales, surcos ciliares intestinales, pigocorda y crura esqueléticos. Se intentó también caracterizar cualitativamente la composición de la fauna acompañante de la población mencionada, la cual subsiste en un ambiente protegido, de poca pendiente y con sedimentos reductores (Ahumada y Chuecas, 1979; Carrasco, 1986).

MATERIALES Y METODOS

El material fue recolectado en la zona intermareal de la playa La Cata, Lirquén, Bahía de Concepción (36°40'S; 73°02'W) (Fig. 1), en la zona de pozas ubicadas en la plataforma rocosa y cercana al frente expuesto al oleaje, mensualmente entre agosto de 1985 y marzo de 1987, durante la marea más baja de cada mes.

Los ejemplares fueron narcotizados con cristales de mentol y cloruro de magnesio en partes iguales, y fijados en Bouin por 24 horas o formalina al 7% en agua de mar. El material fijado fue preservado definitivamente en alcohol 70° y procesado según las técnicas histológicas convencionales. El esqueleto de la probósce fue macerado en una solución de KOH al 1%, siguiendo el método de Björnberg (1953) y preparado por secado de punto crítico y sombreado oro-platino para ser fotografiado al microscopio electrónico de barrido.

Para caracterizar la fauna acompañante se realizaron 2 transectos horizontales en primavera-verano 1985 y 1986, desde el límite superior del mesolitoral hasta el mesolitoral medio e inferior, durante marea baja, tomando muestras cada 50 cm hasta una profundidad de 40 cm aproximadamente.

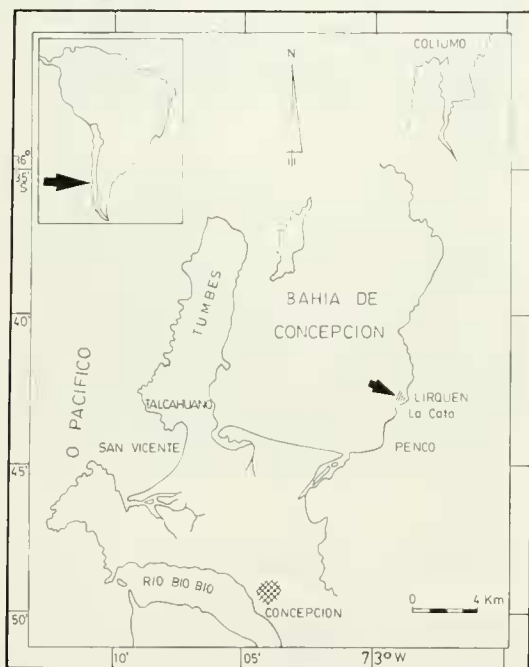


Figura 1. Mapa de ubicación de la localidad de estudio.

RESULTADOS

BIOSISTEMÁTICA

Phylum HEMICHORDATA Bateson 1885 emmend. Fowler, 1892.

Animales marinos bentónicos, celomados

enterocélicos, deuterostomados de simetría bilateral, solitarios o coloniales, con el cuerpo dividido ánteroposteriormente en tres regiones con cavidades celómicas propias, denominadas prosoma, mesosoma y metasoma. La boca, que se abre en el mesosoma, presenta un divertículo bucal que se proyecta en el prosoma y que fue confundido con una notocorda incipiente, a lo que se debe el nombre del Phylum (hemi = medio; chorda = cuerda). Está actualmente dividido en dos clases recientes: Enteropneusta y Pterobranchia y una fósil: Graptolithina (Bulman, 1970).

Clase Enteropneusta Gegenbaur, 1870

Organismos de vida libre, tubícolas, vermiformes, solitarios, con el cuerpo dividido en tres segmentos desiguales denominados probósce, collar y tronco. El tronco presenta en la parte anterior dos hileras paralelas de perforaciones faríngeas llamadas hendiduras branquiales, de función respiratoria, de donde proviene su nombre (enteron = intestino; pneuston = pulmón). La clase Enteropneusta comprende tres familias: Harrimaniidae, Spengelidae y Ptychoderidae (Hyman, 1959), cuyas características se comparan en la Tabla I.

Familia Ptychoderidae Spengel, 1893

Aberturas branquiales en una elevación longitudinal medio-dorsal. Expansiones laterales del tronco anterior, denominadas alas genitales (excepto en *Glossobalanus mortenseni*). Intestino anterior separado en una parte dorsal respiratoria y otra ventral digestiva, por medio de proyecciones laterales longitudinales de la pared intestinal o constricciones parabranquiales. Sinaptículos en la región respiratoria de la faringe. Cavidades celómicas perihemales y perifaríngeas en el collar. Saculaciones hepáticas externas prominentes en la porción media del tronco. En la región posthepática del intestino, en posición ventral aparece una proyección longitudinal de tejido o pigocorda. En esta misma región el intestino tiene surcos ciliados en la región dorsolateral. Septos laterales en el celoma del tronco lo separan en

dorsal y ventral, extendiéndose entre el intestino y las alas genitales. La familia comprende tres géneros: *Ptychodera*, *Balanoglossus* y *Glossobalanus* (Hyman, 1959), cuyas características se comparan en la Tabla II.

Género *Ptychodera* Eschscholtz, 1825

Aberturas branquiales elongadas en sentido transversal, separadas por las lenguas branquiales que se ven externamente. Alas genitales anchas, que alcanzan hasta la región hepática, con septos laterales poco desarrollados, que se insertan en el esófago y llegan cerca del extremo de las alas genitales, separando el celoma en cámaras. Saculaciones hepáticas dispuestas en dos hileras regulares a lo largo del tronco, que comienzan cerca del término de las alas genitales. Sáculos mayores irregulares, con protuberancias en el borde. Cuerda nerviosa del collar con un canal central continuo que lo atraviesa completamente. Gónadas de ubicación paralela en las alas genitales llenan las cámaras celómicas ventrolaterales. Dos hileras de cilios de ubicación dorsolateral en la región posthepática del intestino. Con o sin órgano racemoso u órgano en "coliflor" en la pared dorsal de la boca, junto al tallo de la probóscide.

De acuerdo al último revisor del grupo (Van der Horst, 1934) hay sólo dos especies válidas en el género: *Ptychodera flava* Eschscholtz, 1825, del Indo-Pacífico, y *Ptychodera bahamensis* Spengel, 1893, del Atlántico. Ambas se distinguen sólo por sus larvas y distribución geográfica.

Ptychodera flava Eschscholtz, 1825

Ptychodera flava Eschscholtz, 1825; Spengel, 1893, 1903, 1904; Hill, 1897; Willey, 1897, 1899; Punnett, 1903; Van der Horst, 1930, 1932 a, b, 1934; Trewavas, 1931.

Balanoglossus tricoloris Schmarda, 1871-72.

Ptychodera tricoloris Spengel, 1905.

Ptychodera ceylonica Spengel, 1893.

Ptychodera erytraea Spengel, 1893, 1904; Klunzinger, 1902; Gravier, 1905.

Ptychodera flava var. *parva*, var. *laccadivensis*, var. *maldivensis*, var. *saxicola*, var. *gracilis*, var. *muscula*, var. *cooperi*, Punnett, 1903.

Ptychodera viridis Punnett, 1903

Ptychodera flava asymmetrica Punnett, 1903

Ptychodera flava laysanica Spengel, 1903.

Ptychodera flava caledonensis Spengel, 1903.

Ptychodera flava finafutica Spengel, 1904.

Ptychodera flava forma *brachybranchiate* y forma *macrobranchiate* Willey, 1899.

Tipo: no designado.

COMENTARIOS

Eschscholtz describió esta especie en una publicación (1825) sobre material recolectado en su viaje en el "Rurick" desde Krönstadt a Petropavlovsk (Kamchatka) entre 1815 y 1817. En éste incluyó colecciones hechas en el Atlántico, las Islas Marshall, Tahiti, Chile (Bahía de Concepción) y Brasil. De las Marshall (entonces Islas Romanzoff) describió *P. flava*, clasificándola entre las holoturias. La única ilustración en la publicación original (Taf V, Fig. 8) es poco definida, faltando detalles importantes de la morfología externa que no están dibujados. Por esta razón no resulta útil como lectotipo.

El tipo no fue designado y se desconoce la ubicación de la colección estudiada (probablemente Museo de Berlín o de San Petersburgo, según Papavero, 1971), por lo que no existe ni es posible designar holotipo por el momento. La sinonimia que se entrega es básicamente la publicada por Van der Horst (1934), el último revisor del grupo y a quien se debe la sinonimización de las más de 5 especies nominales de *Ptychodera* descritas anteriormente a su revisión.

MORFOLOGÍA EXTERNA (Fig. 2)

Cuerpo vermiforme, dividido en tres segmentos: prosoma o probóscide (anterior), mesosoma o collar y metasoma o tronco (posterior). El largo total promedio de los individuos estudiados es 18 cm (s.d. = 7.7 cm, min. = 2.6 cm y máx. = 39.2 cm). La relación longitud collar-ala genital/largo total (LC-AG/LT) es aproximadamente 1/3 ($x = 0.3$ cm, s.d. = 0.1) (ver Tabla III).

Probóscide cónica o redondeada, variable dependiendo de las condiciones de contracción del ejemplar, unida al collar por un pedúnculo o tallo inserto en la región dorsal interior.

TABLA I. Caracteres diagnósticos de las familias de la clase Enteropneusta.

Caracteres	FAMILIAS		
	PTYCHODERIDAE	SPENGELIDAE	HARRIMANIIDAE
Alas genitales	+ (excepto <i>Glossobalanus mortenseni</i>)	-	- (excepto <i>Stereobalanus</i>)
Saculaciones hepáticas salientes	+	- (excepto <i>Schizocardium</i>)	-
Constricciones parabranchiales que separan faringe digestiva de faringe respiratoria	+	-	-
Sinapículos de la faringe	+	+ (excepto <i>Glandiceps</i> y <i>Willeyia</i>)	-
Pigocorda de la región postbranchial del tubo digestivo	+	-	-
Septos laterales del celoma del tronco	+	-	-
Crura esqueléticos de la probóscide	+ (de < longitud)	+ (muy largos)	- (muy largos)
Surcos ciliares intestinales	+	-	-
Gónadas	+	+	+ (simples, huevos talla voluminosa)
Gonoporos	+	+	+ Espacio perihemal podría estar presente
Espacio perihemal y perifaríngeo del collar	+	+ (excepto <i>Glandiceps</i> sin espacio peribucal)	-
Poros intestinales cutáneos	-	+ (excepto <i>Spengelia</i>)	-
Prolongaciones de los procesos vermiculares de la estomocorda	-	+	-
Divertículos perifaríngeos del celoma torácico	+	-	-
Divertículo bucal	+	+ (se extiende como un apéndice)	-
GENEROS	<i>Ptychodera</i> <i>Balanoglossus</i> <i>Glossobalanus</i>	<i>Schizocardium</i> <i>Glandiceps</i> <i>Willeyia</i> <i>Spengelia</i>	<i>Stereobalanus</i> <i>Harrimania</i> <i>Sacoglossus</i> (= <i>Dolichoglossus</i>) <i>Xenopleura</i> <i>Protoglossus</i> (= <i>Protobalanus</i>)

TABLA II. Caracteres diagnósticos de los géneros de la familia Ptychoderidae.

<i>Ptychodera</i>		<i>Balanoglossus</i>	<i>Glossobalanus</i>
- Alas genitales anchas, alcanzando hasta la región hepática adosadas ventralmente a la región branquial, de modo que el intestino branquial asoma entre las alas como una salchicha.	- Alas genitales anchas, llegan generalmente justo hasta o incluso antes de la región hepática, donde terminan gradualmente o abruptamente adosadas a la región branquial en posición dorsolateral.	- Poros branquiales pequeños y cortos	- No existen alas genitales, sino que engrosamientos dorsolaterales, o crestas genitales que se extienden generalmente algo hacia la región hepática (falta en <i>Glossobalanus ruficollis</i>).
- Hendiduras o poros branquiales muy separados, grandes, siendo visibles las lenguas o barras branquiales.	- Los sacos hepáticos tienen disposición regular en la región anterior y una disposición irregular en la región posterior.	- No existe órgano racemoso.	- Sacos hepáticos distribuidos en dos filas o hileras regulares (falta en <i>G. ruficollis</i>).
- Sacos hepáticos con pared anterior y posterior regular.	- El canal central de la cuerda del collar casi siempre se encuentra reducido a pequeñas cavidades (numerosas lagunas).	- Septos laterales se encuentran adosados en el centro del lado dorsal de las alas genitales.	- Órgano racemoso presente sólo en <i>G. ruficollis</i> .
- Órgano racemoso presente en la probóscide.	- Gónadas se encuentran en el lado dorsal y ventrolateral del septo lateral (siempre son reconocibles gónadas primarias, secundarias y poros secundarios).	- Gónadas de ubicación paralela, en gran cantidad, ubicadas en las cámaras celómicas ventrolaterales.	- El canal central de la cuerda del collar se encuentra reducido o muy desarrollado.
- Cuerda del collar con canal central continuo, es decir, lo atraviesa completamente.	- Poros genitales desembocan en la unión o abusamiento del septo lateral.	- Poros genitales (gonoporos) que atraviesan el septo lateral, desembocan en el lado dorsal de las alas genitales.	- Septos laterales, abusados en el comienzo de las protuberancias genitales (excepto en <i>G. marginatus</i>).
- Septos laterales adosados en la punta de las alas genitales, unidos, continuándose casi hasta el collar.	- Existen dos hileras de cilios en la región dorsolateral del intestino (región abdominal).	- Existen dos hileras de cilios en la región dorsolateral del intestino (región abdominal).	- Existen sólo gónadas primarias, ubicadas dorsal y ventrolateralmente al septo lateral.
- Gónadas de ubicación paralela, en gran cantidad, ubicadas en las cámaras celómicas ventrolaterales.	- Poros genitales (gonoporos) que atraviesan el septo lateral, desembocan en el lado dorsal de las alas genitales.	- Poros en el extremo de las protuberancias.	- Poros en el extremo de las protuberancias.
- Poros genitales (gonoporos) que atraviesan el septo lateral, desembocan en el lado dorsal de las alas genitales.	- Existen dos hileras de cilios en la región dorsolateral del intestino (región abdominal).	- Sólo una hilera de cilios en la región izquierda del intestino (región abdominal), excepto en <i>G. hedleyi</i> que posee dos hileras.	- Sólo una hilera de cilios en la región izquierda del intestino (región abdominal), excepto en <i>G. hedleyi</i> que posee dos hileras.

Sp. típica: *Ptychodera flava* (2 spp. válidas: *P. flava* y *P. bahamensis*).

Sp. típica: *Balanoglossus clavigerus* (ca. 15 a 20 spp.)

Sp. típica: *Glossobalanus minutus* (11 spp.)

Generalmente lisa, pero durante las contracciones del animal surgen surcos tanto longitudinales como transversales. Longitud de la probóscide comparable al collar.

Collar cilíndrico, a menudo estrangulado con un surco circular transversal; el extremo anterior es de forma de embudo y contiene parte de la probóscide y el tallo de la misma. La boca se abre al interior de este embudo, en el lado ventral. La superficie del collar posee elevaciones, depresiones y surcos circulares.

El metasoma o tronco, comparativamente muy largo, constituye la mayor parte del animal. Es más o menos cilíndrico en la región

posterior y aplastado en la región ánterodorsal. Presenta tres regiones claramente diferenciadas. La anterior o branquiogenital lleva expansiones laterales denominadas alas genitales, unidas al borde posterior del collar. En su interior se desarrollan las gónadas. Estas tienen su mayor grosor en la región branquial y desde el comienzo de la región genital se van haciendo paulatinamente más estrechas. Por el lado dorsal (opuesto a la boca) hace prominencia la región branquial fusiforme, con una cresta longitudinal medio-dorsal y numerosas hendiduras branquiales transversales a cada lado. Hay entre 25 y 140 hendiduras branquiales en los individuos

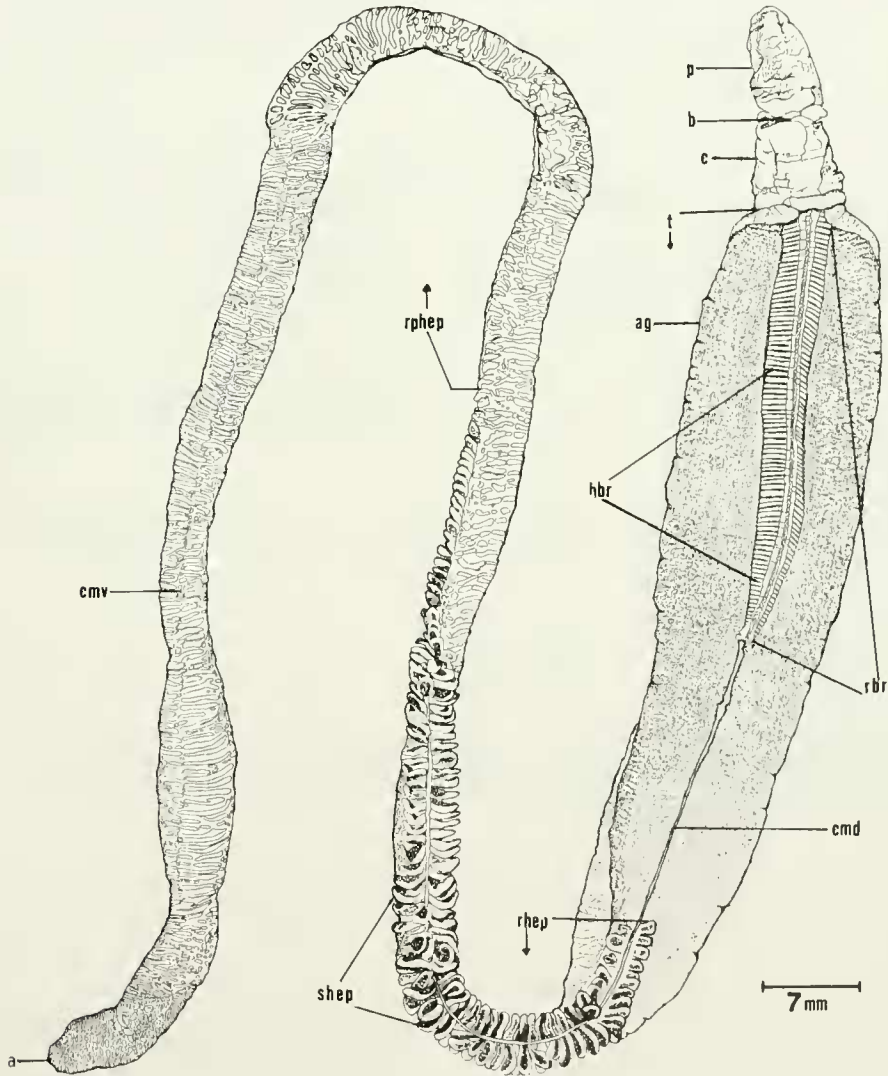


Figura 2. Morfología externa y regiones del cuerpo de *P. flava* cmv, cuerda medio ventral; rphep, región post-hepática; shep, saculaciones hepáticas; rhep, región hepática; cmd, cuerda medio dorsal; rbr, región branquial; hbr, hendiduras branquiales; ag, alas genitales; t, tronco; c, collar; b, boca; p, probóscide.

TABLA III. Relaciones merísticas y morfométricas de *P. flava*.

IND. N°	LONGITUD TOTAL	LONGITUD COLLAR-ALA GENITAL	NUMERO DE HENDIDURAS BRANQUIALES		RELACION C-AG/LT	RELACION HBR/LT	RELACION HBR/C-AG	IND. N°	LONGITUD TOTAL	LONGITUD COLLAR-ALA GENITAL	NUMERO DE HENDIDURAS BRANQUIALES		RELACION C-AG/LT	RELACION HBR/LT	RELACION HBR/C-AG
1	23.0	4.4	75.0		.2	3.3	17.0	40	33.0	16.9	17.0	.5	4.2	8.1	
2	20.1	4.9	85.0		.2	4.2	17.3	41	33.0	13.0	134.0	.4	4.1	10.3	
3	14.1	3.6	87.0		.3	6.2	24.2	42	39.2	15.1	140.0	.4	3.6	9.3	
4	16.0	10.1	129.0		.6	8.1	12.8	43	14.1	5.4	7.2	.4	7.2	18.9	
5	14.8	6.3	107.0		.4	7.2	17.0	44	13.7	4.1	72.0	.3	5.3	17.6	
6	10.5	3.7	68.0		.4	6.5	18.4	45	17.6	6.0	117.0	.3	6.6	19.5	
7	10.5	3.2	78.0		.3	7.4	24.4	46	7.8	1.8	39.0	.2	5.0	21.7	
8	11.0	2.5	66.0		.2	6.0	26.4	47	13.0	3.6	90.0	.3	6.9	25.0	
9	20.3	5.1	89.0		.3	4.4	17.5	48	5.9	2.4	48.0	.4	8.1	20.0	
10	7.8	1.8	47.0		.2	6.0	26.1	49	26.0	7.6	105.0	.3	4.0	13.8	
11	17.0	8.3	111.0		.5	6.5	13.4	50	18.9	4.3	90.0	.2	4.8	20.9	
12	19.8	5.2	74.0		.3	3.7	14.2	51	24.9	13.0	139.0	.5	5.6	10.7	
13	28.5	10.5	119.0		.4	4.2	11.3	52	28.2	7.7	103.0	.3	3.7	13.4	
14	17.1	7.3	102.0		.4	6.0	14.0	53	17.9	4.8	105.0	.3	5.9	21.9	
15	28.6	8.3	111.0		.3	3.9	13.4	54	20.6	8.6	123.0	.4	6.0	14.3	
16	16.3	2.9	64.0		.2	3.9	22.1	55	19.3	6.9	95.0	.4	4.9	13.8	
17	28.9	5.8	90.0		.2	3.1	15.5	56	19.0	6.0	91.0	.3	4.8	15.2	
18	17.8	3.5	50.0		.2	2.8	14.3	57	16.6	5.3	83.0	.3	5.0	15.7	
19	22.6	6.3	75.0		.3	3.3	11.9	58	19.4	8.1	131.0	.4	6.8	16.2	
20	2.6	1.0	25.0		.4	9.6	25.0	59	22.7	7.8	117.0	.3	5.2	15.0	
21	11.6	2.6	70.0		.2	6.0	26.9	60	23.0	10.1	130.0	.4	5.7	12.9	
22	14.3	5.1	108.0		.4	7.6	21.2	61	12.4	3.3	69.0	.3	5.6	20.9	
23	9.5	3.5	60.0		.4	6.3	17.1	62	12.9	5.1	76.0	.4	5.9	14.9	
24	33.7	14.0	133.0		.4	3.9	9.5	63	18.0	5.8	85.0	.3	4.7	14.7	
25	29.1	13.0	127.0		.4	4.4	9.8	64	13.7	4.2	62.0	.3	4.5	14.8	
26	18.0	8.1	113.0		.5	6.3	14.0	65	5.1	1.9	26.0	.4	5.1	13.7	
27	29.7	11.4	112.0		.4	3.8	9.8	66	4.0	1.0	25.0	.3	6.3	25.0	
28	20.2	5.8	89.0		.3	4.4	15.3	67	12.4	4.5	72.0	.4	5.8	16.0	
29	17.4	7.2	90.0		.4	5.2	12.5	68	8.9	2.4	53.0	.3	6.0	22.1	
30	7.3	2.1	44.0		.3	6.0	21.0	69	10.0	2.7	59.0	.3	5.9	21.9	
31	17.0	2.6	55.0		.2	3.2	21.2	70	9.1	2.8	57.0	.3	6.3	20.4	
32	22.1	7.5	114.0		.3	5.2	15.2	71	22.6	6.2	97.0	.3	4.3	15.6	
33	17.6	9.7	118.0		.6	6.7	12.2	72	17.6	5.4	94.0	.3	5.3	17.4	
34	16.6	6.4	79.0		.4	4.8	12.3	73	19.7	7.2	117.0	.4	5.9	16.3	
35	37.7	9.6	99.0		.3	2.6	10.3	74	21.6	8.2	111.0	.4	5.1	13.5	
36	19.5	5.4	84.0		.3	4.3	15.6	75	24.5	9.0	104.0	.4	4.2	11.6	
37	26.4	6.0	96.0		.2	3.6	16.0	76	13.6	4.7	84.0	.3	6.2	17.9	
38	27.6	13.6	129.0		.5	4.7	9.5	77	10.0	3.2	68.0	.3	6.8	21.3	
39	17.4	9.5	98.0		.5	5.6	10.3	78	16.2	4.3	84.0	.3	5.2	19.5	
								PROMEDIO		18.0	6.0	90.0	.3	5.3	16.5
								DES. EST.		7.7	3.5	28.3	.1	1.3	4.7
								MAXIMO		39.2	16.9	140.0	.6	9.6	26.9
								MINIMO		2.6	1.0	25.0	.2	2.6	8.1

examinados, aproximadamente 17 por cm ($x = 16,49$, s.d. 4,65, máx. = 26,9, mín. = 8,1, Tabla III). En el lado ventral existe una prominencia longitudinal o cresta medio-ventral.

Los gonoporos, ubicados contiguos a la branquia en la base de las alas genitales, son pequeños y no se detectan sobre la superficie corporal.

La zona que sucede a la región genital, llamada región hepática, se caracteriza por la presencia de una serie de saculaciones hepáticas dispuestas en dos hileras longitudinales muy regulares. Sin embargo, los sáculos mayores son de forma y tamaño más irregulares.

La región posthepática o caudal se hace gradualmente más angosta hacia el ano terminal. La superficie del tronco está frecuente y regularmente anillada.

En ejemplares vivos, todo el cuerpo, particularmente la probóscide y el collar están cubiertos por una envoltura de mucus. La probóscide es de color blanco amarillento, el collar es amarillo a anaranjado, las alas genitales amarillas, anaranjadas y ocasionalmente ocre. Las saculaciones hepáticas anteriores tienen color amarillo pálido. En la parte media y tercio posterior los sáculos tienen una coloración verde a café oscuro, siendo los restantes siempre amarillentos. La región caudal es de color amarillo claro.

HISTOLOGÍA Y MORFOLOGÍA INTERNA DE LA PROBÓSCIDE

1. TEGUMENTO

Está cubierta por un epitelio cilíndrico simple, grueso, con largos cilios. Los núcleos se encuentran a diferentes niveles dando el aspecto de un epitelio estratificado, con células mucosas de tipo caliciformes intercaladas. Algunas células glandulares contienen vacuolas que se ubican generalmente en la periferia del epitelio. Las células mucosas se disponen en toda el área epitelial.

Se aprecian elementos celulares de tipo nervioso sensitivo que envían proyecciones citoplasmáticas en dirección del tejido subyacente, y células con aspecto reticular conjuntivo, fino, que dejan pequeños espacios (Figs. 3 -

5). En la parte basal aparece una capa nerviosa fibrilar densa de menor grosor que el epitelio, derivada de las prolongaciones de células sensitivas. Hay también fibras nerviosas con células bipolares y multipolares y neuronas con núcleos voluminosos. Todo ello apoyado en una membrana basal, muy delgada y poco desarrollada, llamada membrana limitante por Spengel (1893) (Figs. 3-5).

La capa nerviosa está bien desarrollada y se ha engrosado para formar cordones nerviosos, siendo los principales el cordón nervioso medio-dorsal y medio-ventral que conservan su localización epidérmica (Figs. 4c, 5b).

La membrana basal es muy fina, poco visible al microscopio óptico, y se distingue porque contigua a ella se observan los dos vasos laterales de la probóscide (arterias eferentes), que recorren toda su longitud para luego relacionarse con los órganos centrales de ésta a través del divertículo perifaríngeo. También se aprecian en la membrana otros numerosos vasos o lagunas sanguíneas (Figs. 3d, 4b-c, 5b).

2. MUSCULATURA

Inmediatamente debajo de la membrana basal de la epidermis hay una capa muscular circular. Esta alcanza en ciertos puntos un espesor igual o mayor que la capa nerviosa, y se interrumpe sólo en la región donde el pericardio alcanza la membrana basal, estrato que se halla intercalado con fibras musculares longitudinales y radiales (Figs. 3-5). Hacia adentro se dispone una capa bastante gruesa de musculatura longitudinal que ocupa prácticamente toda la región central. Las fibras de esta capa se encuentran adheridas a la base de la probóscide, al esqueleto de ésta y a la membrana limitante. Al corte transversal se observan como fascículos triangulares de fibras musculares dispuestos en un plan radial, que se abren en forma de abanico hacia la periferia de la probóscide, adhiriéndose a la membrana basal. Las fibras de esta capa muscular están entremezcladas con tejido conjuntivo, dando a esta región un aspecto uniforme. Hacia el interior de la probóscide las fibras musculares

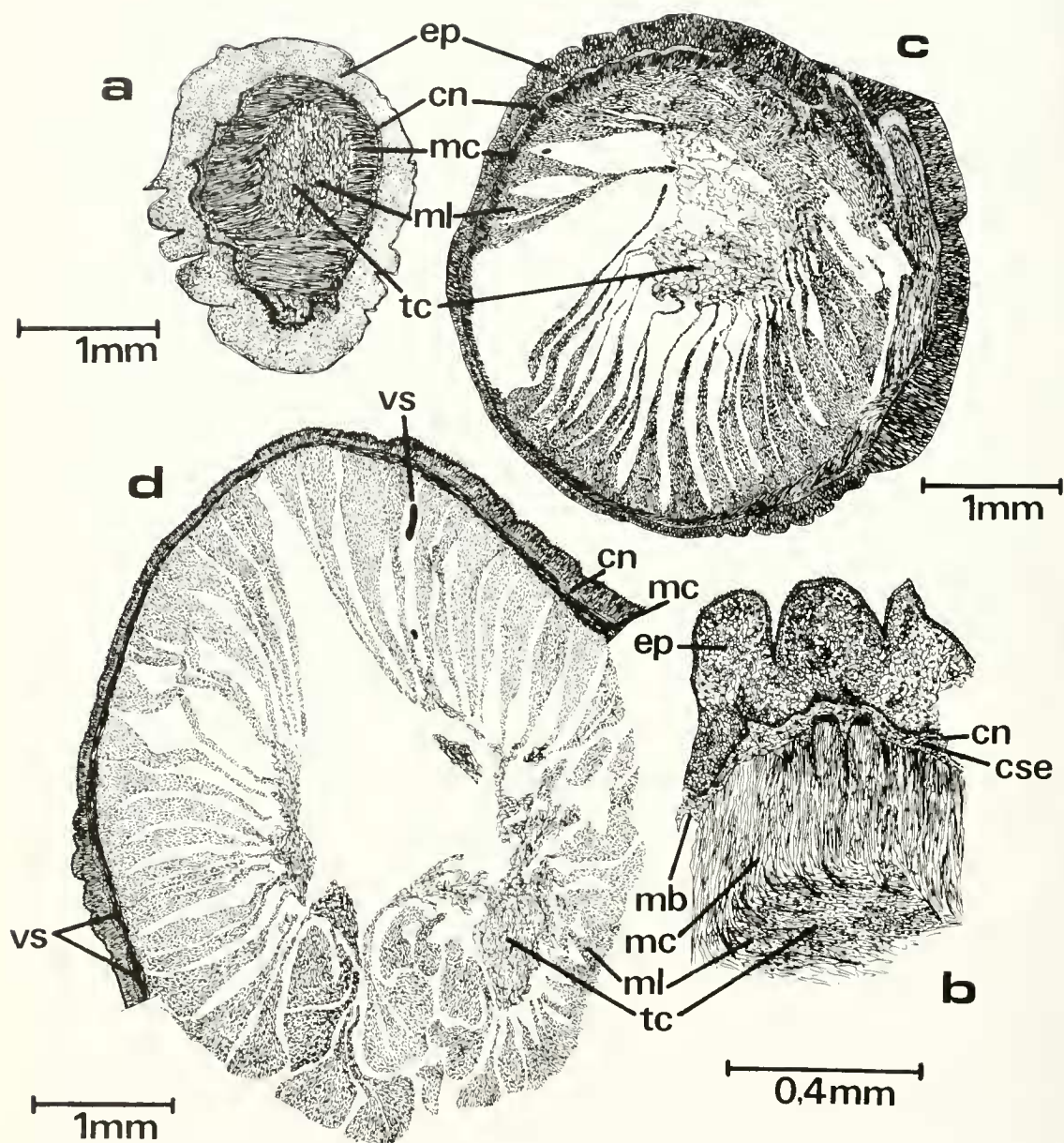


Figura 3. a) Sección transversal de la parte anterior de la probóscide; b) Detalle de a; c-d) Sección transversal de la parte media de la probóscide; cn, capa nerviosa; cse, célula sensorial; ep, epitelio; mb, membrana basal; mc, musculatura circular; ml, musculatura longitudinal; tc, tejido conjuntivo; vs, vaso sanguíneo.

y tejido conjuntivo se disponen más sueltos. También se observan fragmentos de fibras musculares entrecruzados en dirección diagonal (Figs. 3-5).

En la región basal de la probóscide los mesenterios dorsal y ventral tienen una lámina muy fina de fibras musculares entremezcladas con tejido conjuntivo. Entre estas fibras musculares aparece primero, desde el ápice hacia la base de la probóscide, el vaso ventral y luego el dorsal (Figs. 4b-c, 5a).

En la región central de la probóscide se observa una gran cantidad de tejido conjuntivo con numerosos núcleos, que se extiende sobre todo el compartimiento de la probóscide y el complejo de órganos centrales, en forma envolvente.

3. CELOMA

En la región anterior de la probóscide no existe cavidad celómica (Fig. 3a-b), pero en la parte posterior aparece una cavidad impar, ocupada parcialmente por musculatura longitudinal y tejido conjuntivo. Este celoma rodea al complejo de órganos centrales de la probóscide y está revestido de peritoneo, es decir, el peritoneo cubre este complejo y lo adhiere a la pared de la probóscide por el mesenterio medio-ventral (Figs. 4b-c, 5b).

Los mesenterios dorsal y ventral dividen al celoma en compartimentos dorsolaterales derecho e izquierdo, que se extienden a los lados de la vesícula del corazón.

4. ESTOMOCORDA

Dentro de la cavidad bucal, en el punto donde los crura del esqueleto se separan de la placa principal del mismo, se abre una prolongación de la cavidad o divertículo que se interna hacia adelante en la probóscide. En sección transversal tiene forma oval o piriforme, y se ubica en el lado ventral del seno central, que la envuelve parcialmente en forma de media luna. Esta estructura comienza anteriormente como un cuello delgado que pasa justo bajo la placa principal del esqueleto de la probóscide y luego se expande posteriormente hacia la abertura.

Está constituida por tejido con células estrelladas, con núcleos ovoides y prolongaciones citoplasmáticas que se relacionan entre sí formando una especie de malla, con apariencia de tejido embrionario, llamado conectivo mucoso. De pared muy espesa cubierta por un epitelio de células vacuoladas, células glandulares y una capa nerviosa basal. Esta estructura es de contorno irregular, más lisa en la región del collar. Al centro de la parte anterior presenta pequeños orificios aislados, luego surge un lumen principal que se extiende hasta su región posterior o basal (Figs. 4c, 5a-b).

5. PERICARDIO

El pericardio o vesícula cardíaca está localizado en la base de la probóscide, por el lado dorsal de la estomocorda, con su pared ventral aplicada sobre ésta. En sección transversal tiene forma de U invertida o triangular, siendo un saco completamente cerrado, cuya base ancha descansa directamente en el seno central. No contiene sangre y está revestido internamente por epitelio con células voluminosas piriformes y núcleos basales, que se hace pluriestratificado y más alto en la pared ventral. Además, existe una capa de fibras musculares circulares más o menos limitada a la pared ventral de la vesícula. El lumen contiene masas de tejido conjuntivo, y gran cantidad de fibras y núcleos. Este disminuye de tamaño hacia el collar para desaparecer y ser sustituido por las membranas limitantes del vaso sanguíneo dorsal (Figs. 4c, 5a-b).

6. SENO CENTRAL

Está ubicado en la base de la probóscide, rodeado anteriormente por el glomérulo, excepto en su lado ventral, donde está la estomocorda. En sección transversal tiene forma irregular o de media luna. Es un espacio virtual sin revestimiento epitelial propio, ubicado entre la cara cóncava del pericardio y el lado dorsal de la estomocorda delimitado lateralmente por el glomérulo. Hacia atrás se estrecha y se hace menos aparente (Figs. 4b-c, 5a-b).

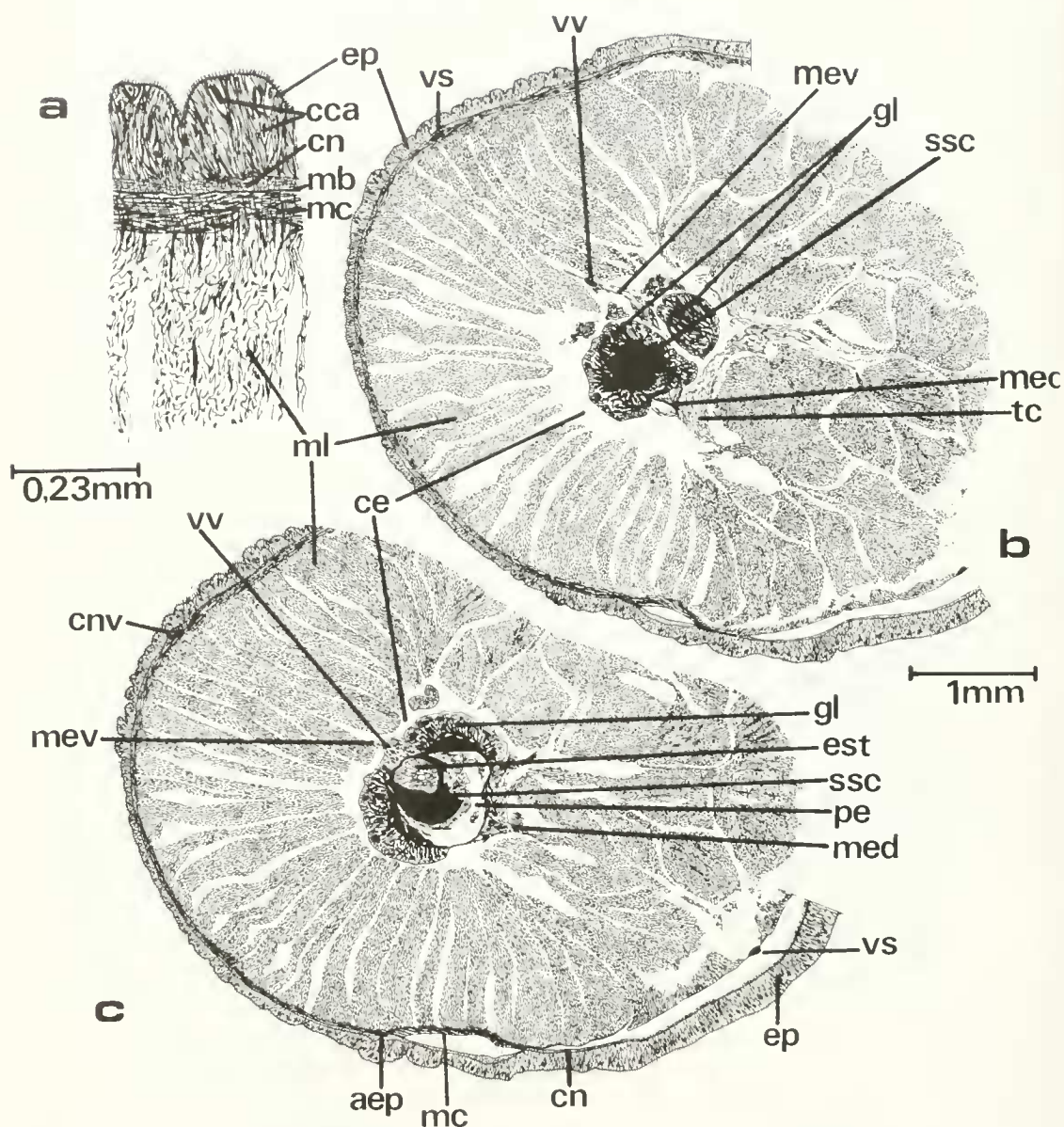


Figura 4. a) Detalle de b; b-c) Sección transversal a la altura del órgano central de la probóscide; aep, arteria eferente probóscide; cca, célula caliciforme; ce, celoma; cn, capa nerviosa; cnv, cordón nervioso ventral; ep, epitelio; est, estomocorda; gl, glomérulo; mb, membrana basal; mc, musculatura circular; ml, musculatura longitudinal; med, mesenterio dorsal; mev, mesenterio ventral; pe, pericardio; ssc, seno central; tc, tejido conjuntivo; vs, vaso sanguíneo; vv, vaso ventral.

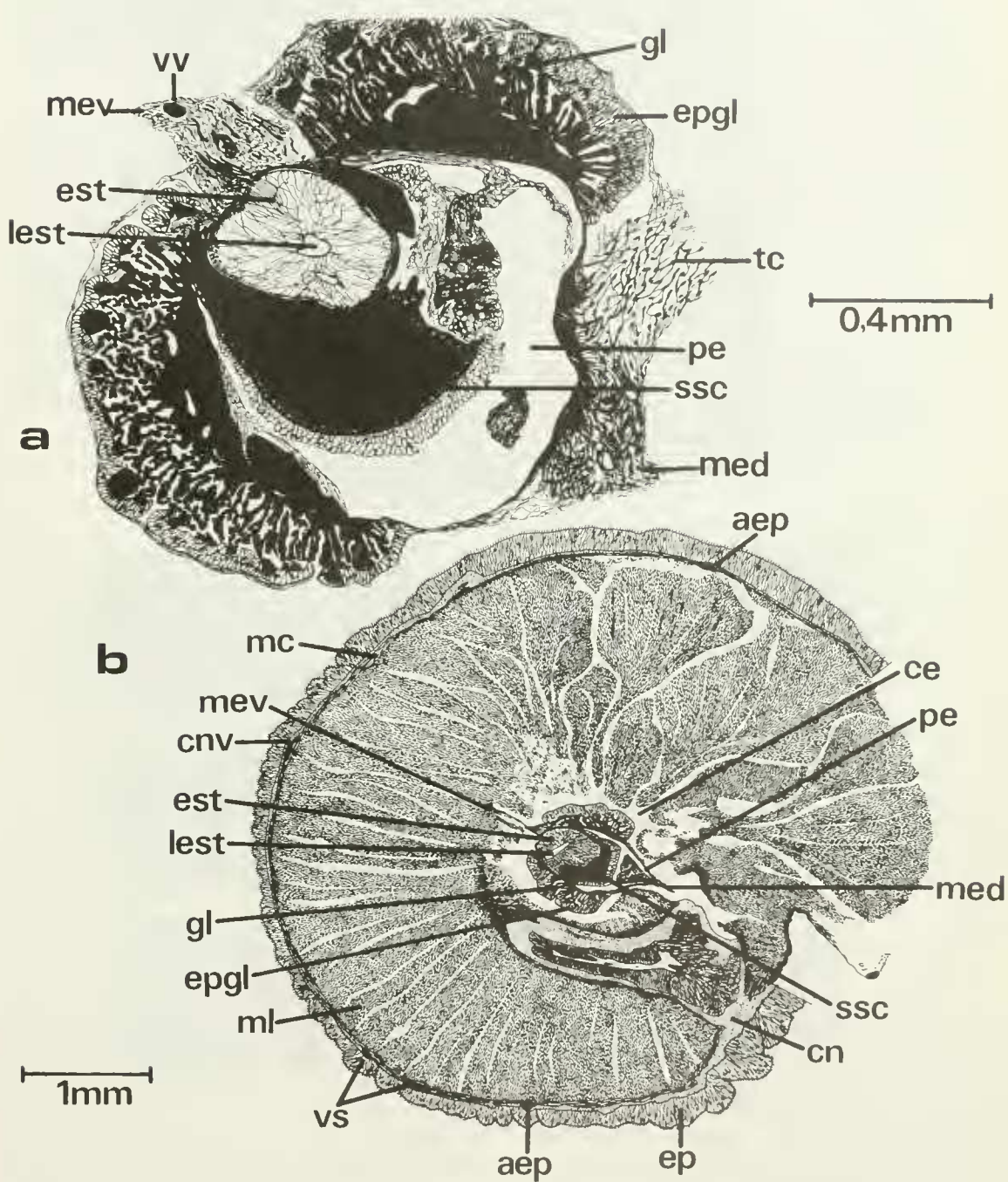


Figura 5. a) Detalle de la Fig. 4c; b) Sección transversal de la parte basal de la probósce; aep, arteria eferente probósce; ce, celoma; cn, capa nerviosa; cnv, cordón nervioso ventral; ep, epitelio; est, estomocorda; epgl, epitelio glomérulo; gl, glomérulo; lest, lumen estomocorda; mc, musculatura circular; med, mesenterio dorsal; mev, mesenterio ventral; ml, musculatura longitudinal; pe, pericardio; ssc, seno central; tc, tejido conjuntivo; vs, vaso sanguíneo; vv, vaso ventral.

7. VASOS SANGUÍNEOS

En la probóscide es posible observar una serie de vasos sanguíneos. Entre las membranas limitantes de la membrana basal se hallan siempre presentes dos arterias eferentes y varias lagunas sanguíneas (Figs. 3-5). Lateralmente a la estomocorda hay dos vasos eferentes, los que en corte transversal no siempre están provistos de sangre, lo que hace difícil su reconocimiento. Continúan su curso hacia atrás como vasos perifaríngeos (Fig. 8b-c).

8. GLOMÉRULO

Completando el complejo central de la probóscide se encuentra el glomérulo, compuesto externamente por un epitelio cilíndrico estratificado, derivado de la cubierta peritoneal del celoma, con células de núcleos ovoides y gránulos en el citoplasma, que se tiñen débilmente. Este tejido rodea una red periférica de vasos y una serie de evaginaciones digitiformes ciegas, unidas entre sí formando una malla, conectadas al seno central.

En sección transversal, en la región anterior, se extiende rodeando los órganos centrales de la probóscide, excepto en la parte ventral. Hacia atrás es separado lateralmente en dos mitades simétricas limitadas dorsalmente por el pericardio y ventralmente por la fibras musculares del mesenterio ventral (Figs. 4b-c, 5a-b). En la probóscide disecada esta estructura se presenta como una especie de capuchón de superficie irregularmente lobulada, aplicada sobre el complejo estructural central de la probóscide.

9. ESQUELETO DE LA PROBÓSCIDE

Es una estructura con forma de copa con pie bifurcado y de consistencia cartilaginosa (Fig. 6a). Está ubicada en el pedúnculo de la probóscide, en el plano medio delante de la estomocorda. Presenta dos prolongaciones posteriores simétricas, que se insertan en el techo de la cavidad bucal, llamados crura esqueléticos.

En sección transversal aparece ubicado entre el celoma perihemal y la cubierta epitelial de la cavidad bucal. Es de sección piriforme a triangular, con una placa terminal más ancha,

denominada cuerpo del esqueleto. Aparece anteriormente como tejido condroide y posteriormente se expande sobre toda la región bajo la dilatación ventral de la estomocorda. Este tejido presenta en su interior sitios teñidos de melanina (Fig. 6b).

El esqueleto es inicialmente más ancho en la región ventral, pero hacia atrás se torna más estrecho, en forma de quilla. A ambos lados del cuerpo del esqueleto existen dos dilataciones laterales, o alas. Hacia atrás, en la región del collar, se vuelve mucho más estrecho, bifurcándose en las dos prolongaciones antes mencionadas (crura esqueléticos). Estas se separan casi transversalmente, con una pequeña inclinación hacia atrás, envolviendo la mitad de la cavidad de la boca (Figs. 6b, 8b-c).

MORFOLOGÍA INTERNA COLLAR

1. TEGUMENTO

Posee un epitelio cilíndrico ciliado con células glandulares que, por su mayor o menor cantidad, diferencia esta estructura en zonas transversales distintas. En *P. flava* fue posible reconocer cuatro zonas: La primera zona se caracteriza por presentar un epitelio de aspecto muy glandular, con vacuolas y vesículas con secreción ubicadas en la mitad superior. Existen grandes espacios cerca del borde superior y de la región central del epitelio. Hay núcleos basales notorios, pero también los hay a diferentes alturas. Esta zona ocupa la mitad anterior del collar (Fig. 7a). La segunda zona presenta células estrechas y altas con núcleos dispuestos a dos alturas distintas, unos cerca de la base y otros en el tercio superior. Existe una mayor cantidad de cavidades que en la primera zona, lo que le da un aspecto más laxo. Está limitada en ambos extremos por constricciones del collar (Fig. 7b). La tercera zona está compuesta de células muy altas con núcleos ubicados en dos niveles y entre ellos se dispone una gran cantidad de vacuolas con secreción y espacios intercelulares. Las glándulas se hallan a diferentes alturas, las teñidas de color rojo principalmente hacia el ápice y aquéllas débilmente teñidas ubicadas en todo el espesor del epitelio (Fig. 7c). La cuarta zona es angosta, y se

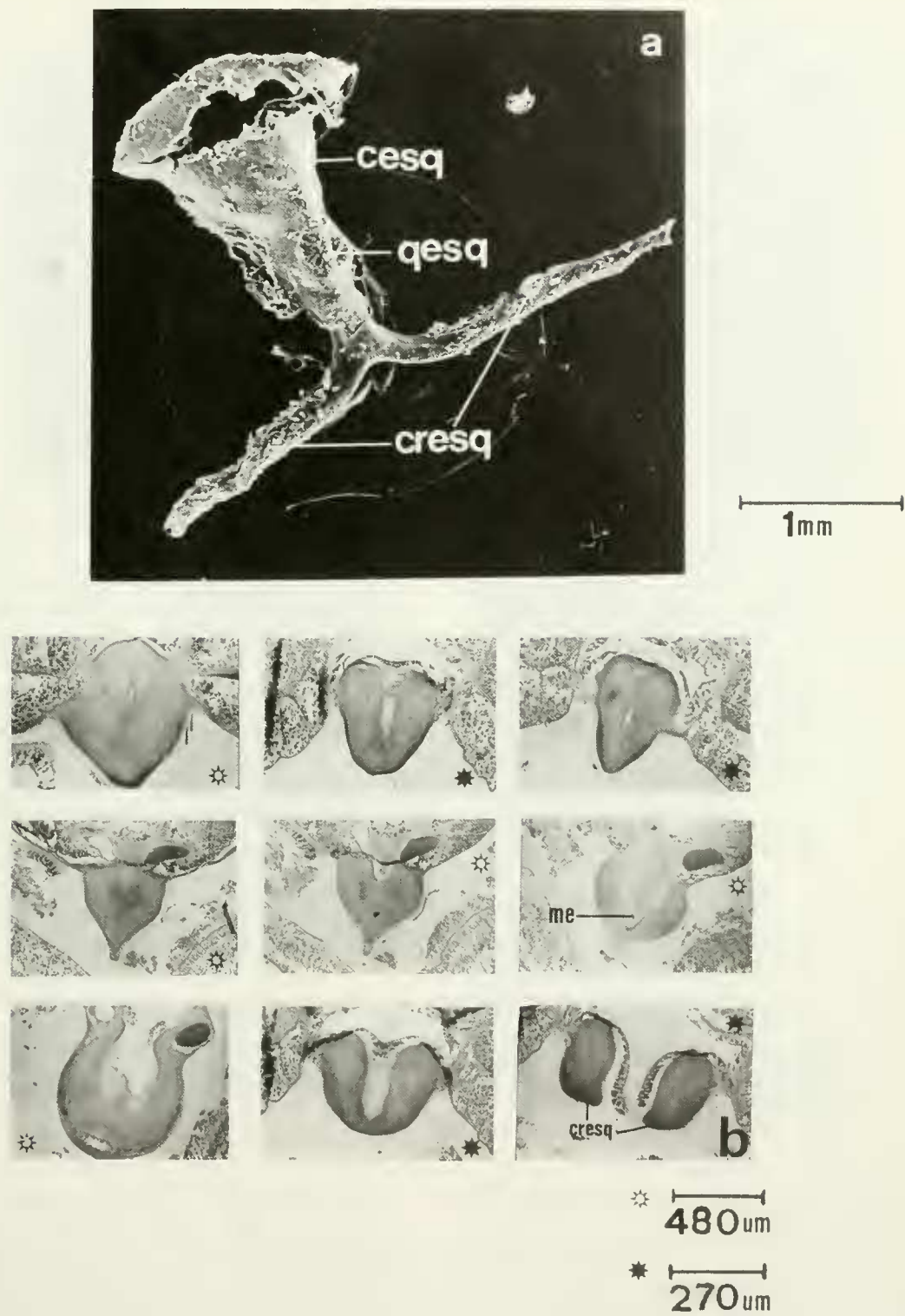


Figura 6. a) Esqueleto de la probóscide obtenido por maceración en una solución de KOH al 1%, vista frontal; b) Secciones transversales a diferentes alturas del esqueleto de la probóscide; cesq, cuerpo del esqueleto; cresq, crura del esqueleto; qesq, quilla del esqueleto; me, melanina.

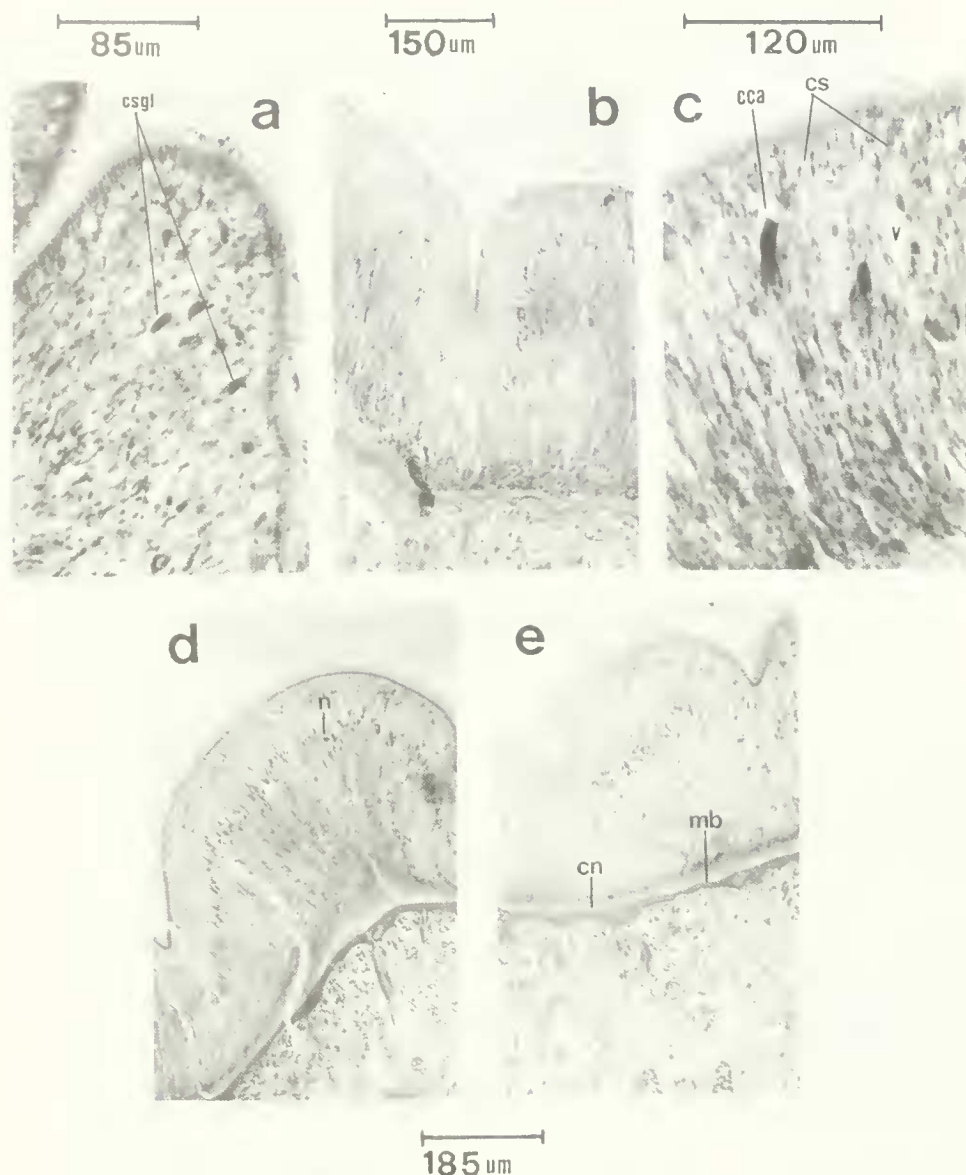


Figura 7. Secciones transversales a diferentes alturas de la epidermis del collar. a) Primera zona epitelial; b) Segunda zona epitelial; c) Tercera zona epitelial; d-e) Cuarta zona epitelial; cca, célula caliciforme; cn, capa nerviosa; cs, célula secretora; csgl, célula secretora glandular; mb, membrana basal; n, núcleo; v, vacuola.

ubica en el borde posterior del collar. Está constituida por células muy elongadas y finas, con núcleos en la base y en el tercio superior. En el borde externo aparecen espacios intercelulares y células glandulares teñidas algunas débilmente y otras de rojo. Estas últimas, en menor cantidad, también se aprecian en la parte media del epitelio (Fig. 7d-e).

Inmediatamente debajo del epitelio se observa la capa nerviosa fina, con numerosas fibras nerviosas. La membrana basal, extremadamente fina, no es identificable en forma clara al microscopio de luz, pero su posición se hace evidente por la presencia, a distancias regulares, de pequeños vasos o lagunas sanguíneas (Figs. 8-9).

2. MUSCULATURA

Toda la musculatura de *P. flava* es del tipo liso. En la zona anterior del collar se dispone una capa muscular longitudinal externa, angosta, con fibras dispuestas en fascículos. Entre estas fibras se hallan células de tejido conjuntivo, adheridas a la membrana basal. Hacia adentro existe una capa muscular circular externa, extremadamente delgada, con pocas fibras musculares, que desaparece hacia atrás de la segunda zona epitelial del collar. Luego se aprecia una capa muscular longitudinal interna muy gruesa, cuyo espesor sobrepasa las dos capas externas longitudinal y circular juntas, y cubre la musculatura circular interna. Esta última es bastante fina y ocupa el espacio entre el epitelio interno y la musculatura longitudinal interna, desde la región de los crura hacia abajo, dando origen al celoma o divertículo perifaríngeo. Además en todo el collar existen fibras musculares de disposición radial o ligeramente diagonales, que atraviesan la cavidad celómica. Entre estas capas musculares se hallan células de tejido conjuntivo adheridas a la membrana basal, separando los paquetes de fibras musculares radiales y circulares (Fig. 8b-c).

Desde la región media y posterior del collar la musculatura cambia su disposición espacial, por lo que en sección transversal aparece primero una capa muscular circular y luego las dos capas musculares longitudinales, externa e interna, seguidas de la capa muscular circular interna, ubicada en el espacio que más atrás constituye el celoma o divertículo perifaríngeo (Fig. 9a-c).

La capa muscular longitudinal se halla interrumpida en la línea medio-dorsal y medio-ventral por los mesenterios dorsal y ventral respectivamente. El mesenterio dorsal es más evidente que el ventral. Este último no se observa fácilmente. En su lugar se encuentra el vaso sanguíneo ventral, que es el que separa la musculatura de esta zona (Fig. 9a-b).

3. CELOMA

Al corte transversal se aprecian las dos cavidades celómicas del collar casi completamente ocupadas por tejido muscular y abundante tejido

conjuntivo (Fig. 9a-b). En ellas, a ambos lados y rodeando el vaso sanguíneo dorsal, hay dos estructuras tubulares: los espacios o divertículos perihemales (Figs. 8a-c, 9a-b). Son de sección ovalada, comprimidos dorsalmente por la cuerda del collar, tapizados por peritoneo. Estas cavidades comienzan anteriormente junto a los poros de la probóscide y atraviesan el collar a lo largo de toda su longitud, siendo independientes el uno del otro en todo su recorrido. Están llenos de fibras musculares longitudinales. Hacia atrás se transforman en dos cordones casi planos que se pueden apreciar aun al comienzo de la región branquial del tronco, desapareciendo posteriormente (Fig. 10a).

El celoma se modifica además en otro par de cavidades, llamadas celoma perifaríngeo o divertículos perifaríngeos (Figs. 8b-c, 9b), que se presentan como sacos laterales en su porción anterior, aplastados fuertemente en su recorrido en el interior del collar, transformándose hacia atrás en una delgada capa anular de musculatura circular que reviste el epitelio del tubo bucal, excepto en su parte dorsal. En su porción anterior, introducidas en la musculatura, se pueden encontrar claramente los vasos eferentes (Fig. 8b-c). Estos divertículos alcanzan hasta el comienzo de la región branquial del tronco.

4. CUERDA NERVIOSA DEL COLLAR

Sobre la cara dorsal de los divertículos perihemales se encuentra aplicada la cuerda del collar, que es un órgano nervioso central especial, relacionado con el cordón nervioso dorsal del tronco, que abandona la epidermis y se introduce hacia el interior del collar y corre a lo largo del celoma de éste (Figs. 8b-c, 9a-b). Tiene forma semicircular al corte transversal y presenta un canal continuo que se abre al exterior en cada extremo por los neuroporos anterior y posterior. Externamente la cuerda del collar está revestida por una membrana limitante e internamente formada por una capa celular de composición no uniforme en su contorno, lateralmente mucho más gruesa que el resto, compuesta en su espesor de fibras nerviosas, y cuerpos celulares nerviosos. Los elementos ganglionares se ubican ventralmente

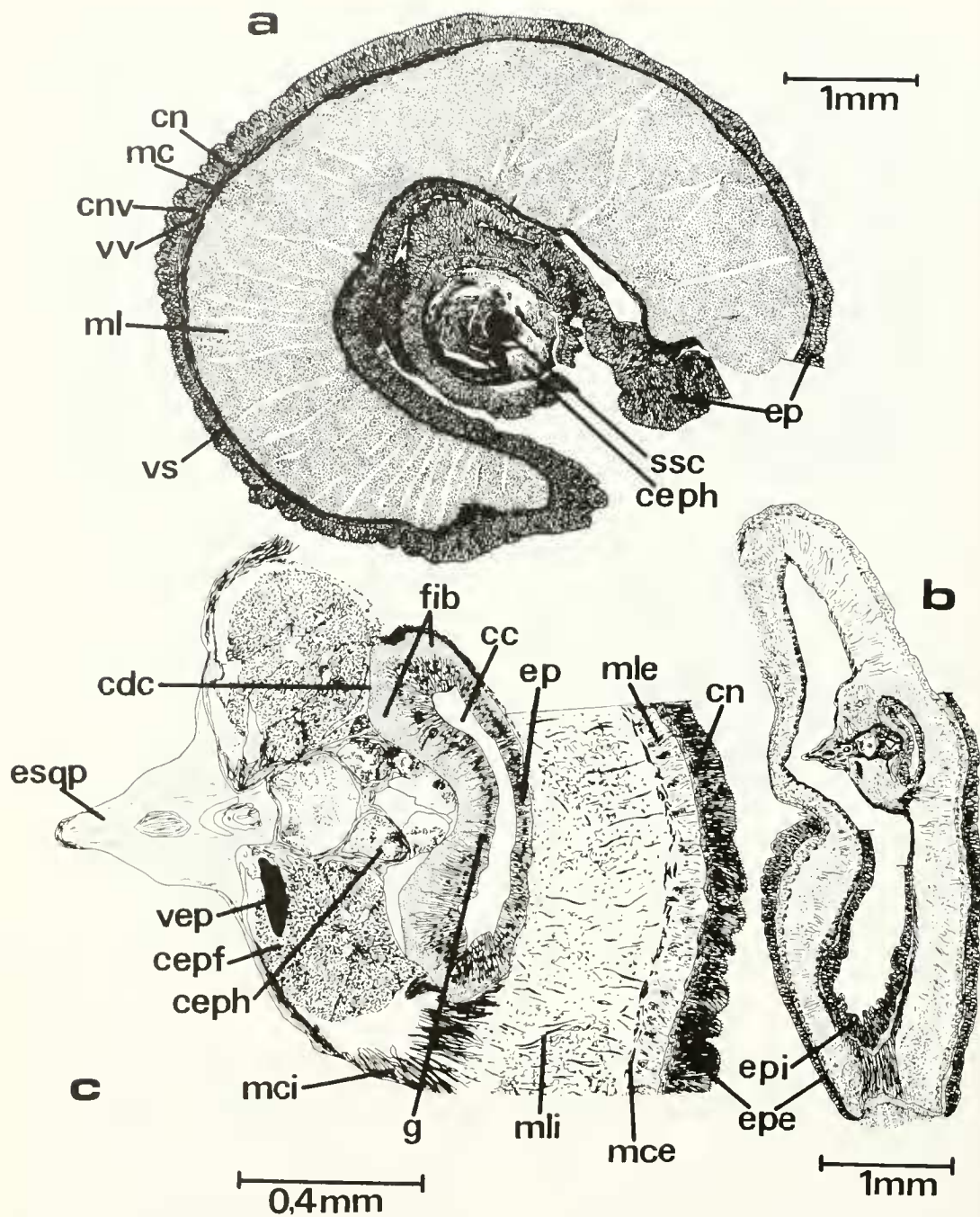


Figura 8. a) Sección transversal a la altura del tallo de la probóscide; b) Sección transversal del collar antes de la bifurcación de los crura; c) Detalle de b: cc, canal continuo; cdc, cuerda del collar; cepf, celoma perifaríngeo; ceph, celoma perihemal; cn, capa nerviosa; cnv, cordón nervioso ventral; ep, epitelio; epe, epitelio externo; epi, epitelio interno; esqp, esqueleto probóscide; fib, fibras nerviosas cuerda del collar; g, parte ganglionar cuerda del collar; mc, musculatura circular; ml, musculatura longitudinal; mce, musculatura circular externa; mci, musculatura circular interna; mle, musculatura longitudinal externa; mli, musculatura longitudinal interna; ssc, seno central; vep, vaso eferente perifaríngeo; vs, vaso sanguíneo; vv, vaso ventral.

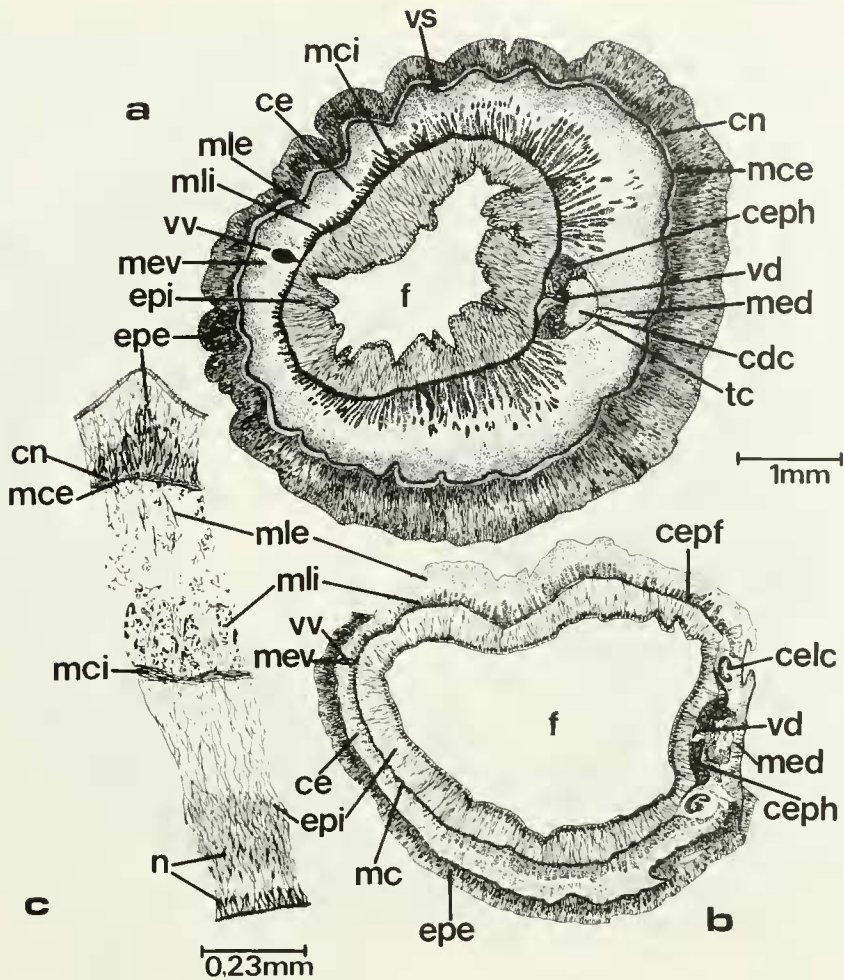


Figura 9. a) Sección transversal del collar a nivel de la parte media; b) Sección transversal a nivel de la región posterior del collar; c) Detalle de b: cdc, cuerda del collar; ce, celoma; celc, celomoductos del collar; cepf, celoma perifaríngeo; ceph, celoma perihemal; cn, capa nerviosa; epe, epitelio externo; epi, epitelio interno; f, faringe; mc, musculatura circular; mce, musculatura circular externa; mci, musculatura circular interna; med, mesenterio dorsal; mev, mesenterio ventral; mle, musculatura longitudinal externa; mli, musculatura longitudinal interna; n, núcleo; tc, tejido conjuntivo; vd, vaso dorsal; vs, vaso sanguíneo; vv, vaso ventral.

en la parte central de la cuerda del collar. Dorsalmente tiene una epidermis con células con núcleos granulados y a lo menos dos nucléolos.

5. CELOMODUCTOS

En la región posterior del collar, situados dorsolateralmente se encuentran los celomoductos

simétricos o canales del collar, que permiten la comunicación del mesocele con el exterior. Al corte transversal tienen forma de media luna, semejantes a tubos muy cortos, revestidos por epitelio cilíndrico altamente ciliado, con núcleos basales, que desembocan exteriormente en los canales evacuadores de la primera cámara branquial (Figs. 9b, 10a).

6. CAVIDAD BUCAL

El centro del collar está ocupado por la cavidad bucal. La boca tiene forma de embudo, abierto en la región ventral, donde el tallo de la probóscide se fija al collar (Fig. 8a). El epitelio que cubre las paredes internas del tubo bucal es ciliado, cilíndrico, muy alto, con núcleos basales. Intercaladas en este epitelio se presentan glándulas unicelulares caliciformes. Las células se ven muy claras, en un tejido laxo conjuntivo fibrilar con elementos glandulares (Fig. 9a).

MORFOLOGÍA INTERNA TRONCO

1. TELGUMENTO

La cubierta externa del tronco es irregular, con proyecciones y depresiones al corte transversal. En la región branquiogenital el epitelio externo es simple, cilíndrico, ciliado, muy alto, de células finas, con células secretoras intercaladas. Estas dejan entre sí espacios claros principalmente hacia el exterior y grandes vacuolas. Los núcleos celulares se alinean en una hilera en el tercio exterior. Más al interior se observa una segunda zona de núcleos dispuestos en forma más irregular. Posteriormente el epitelio se torna mucho más glandular y más bajo, con grandes espacios y vacuolas. Las células presentan núcleos de disposición irregular o central, con abundantes células secretoras (Figs. 10a, 12a y 15b).

Hacia la región genital propiamente tal, el epitelio externo es cilíndrico, ciliado, de células finas y altas, muy glandular, presentando gran cantidad de células mucosas caliciformes y vacuolas con gotas de secreción. En esta parte tiene bordes irregulares y diferente espesor, especialmente en el lado dorsal. Es un poco más grueso en el lado ventral (Fig. 12b-c).

La región hepática presenta un epitelio cilíndrico ciliado muy regular, con núcleos ubicados en el tercio basal. Es bastante más glandular que el resto del epitelio externo del tronco, especialmente en las saculaciones hepáticas donde existe gran cantidad de vacuolas (Fig. 14a).

La región posthepática o abdominal muestra un epitelio externo cilíndrico ciliado, de células altas, muy glandular, con gran cantidad de células secretoras (Figs. 14b-c, 15a).

Bajo el epitelio hay una capa nerviosa,

que se hace más delgada hacia el extremo posterior (Figs. 10a, 12a y 15b). En el área genital es difícilmente visible (Fig. 12b-c). Esta capa se hace más gruesa en la línea medio-dorsal y medio-ventral, donde se ubican los cordones nerviosos dorsal y ventral respectivamente. Estos cordones están compuestos de fibras nerviosas longitudinales y células sensitivas y son engrosamientos de la capa nerviosa más o menos delimitados (Figs. 12a, 14a).

En la región branquiogenital, inmediatamente debajo de la capa nerviosa, se aprecian grandes vasos y lagunas sanguíneas, que permiten identificar la membrana basal (Figs. 10a, 12a).

2. MUSCULATURA

Debajo de la membrana basal se ubica la musculatura, que al inicio de la región branquial, especialmente en el lado ventral, mantiene la misma disposición que en el collar. De afuera hacia adentro se aprecia una capa muscular circular externa, bastante fina. Sigue a ésta la capa muscular longitudinal, que en el lado ventral está más desarrollada, distinguiéndose musculatura longitudinal externa e interna de espesor comparable. Entre estas capas musculares se dispone tejido conjuntivo laxo. Más adentro se encuentra la capa muscular circular interna, que rodea la pared de la faringe (Figs. 10a y 15b).

En el resto del tronco, la musculatura se hace más simple. De la capa muscular circular externa sólo quedan unas pocas fibras junto a la membrana basal de la epidermis, y hay una sola capa muscular longitudinal, que se reduce notoriamente hacia el ano (Figs. 12a, 14a-c, 15a). En la región genital, la musculatura longitudinal es escasa o desaparece en las partes donde las gónadas ocupan todo el espacio celómico, aunque se mantiene más gruesa en la región ventral (Fig. 12b-c). En las saculaciones hepáticas no se observa musculatura de ningún tipo (Fig. 14a). Al corte transversal, la musculatura longitudinal se encuentra interrumpida por los mesenterios dorsal y ventral, por los septos laterales, y en algunas partes por las gónadas y las estructuras branquiales. También existen fibras musculares radiales que cruzan el celoma del tronco.

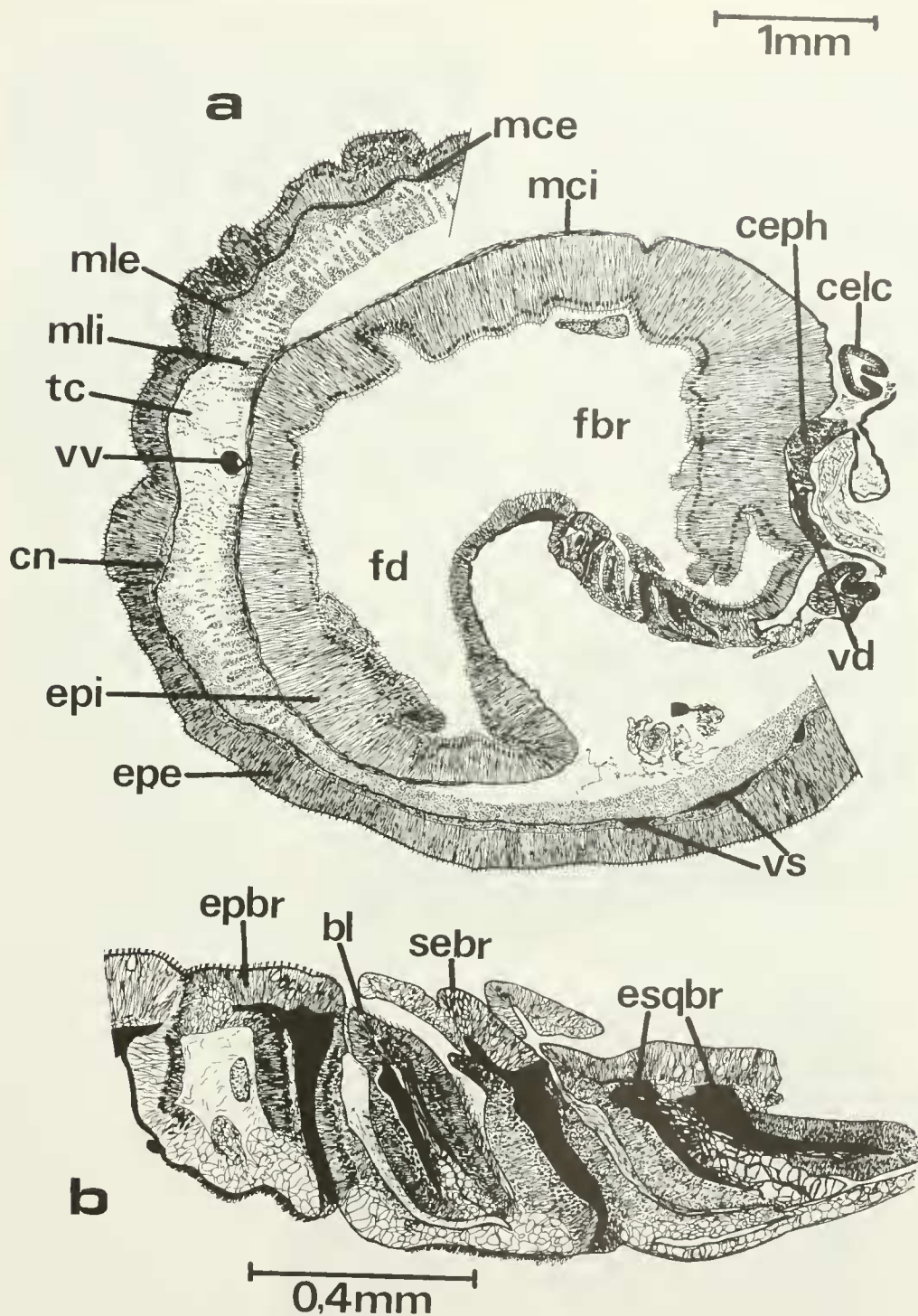


Figura 10. a) Sección transversal del comienzo de la región branquial; b) Detalle de a, mostrando la branquia; bl, barra lingual; ceph, celoma perihemal; celc, celomoducto del collar; cn, capa nerviosa; epe, epitelio externo; epi, epitelio interno; epbr, epitelio branquial; esqbr, esqueleto branquial; fbr, faringe branquial; fd, faringe digestiva; mce, musculatura longitudinal externa; mci, musculatura circular interna; mle, musculatura longitudinal externa; mli, musculatura longitudinal interna; sebr, septo branquial; tc, tejido conjuntivo; vd, vaso dorsal; vs, vaso sanguíneo; vv, vaso ventral.

3. CELOMA

El tronco tiene dos cavidades celómicas, derecha e izquierda, separadas por los mesenterios dorsal y ventral, que llevan los vasos sanguíneos dorsal y ventral, respectivamente. Estas cavidades están llenas en su mayor parte por la musculatura, gónadas y tejido conjuntivo laxo (Figs. 12a-b, 14a-b).

4. VASOS SANGUÍNEOS

El vaso sanguíneo dorsal se ubica justo bajo el cordón nervioso dorsal, observándose de gran tamaño desde la región branquiogenital hasta la región hepática (Figs. 10a, 12a-b y 14a), disminuyendo luego notoriamente de tama-

ño en dirección posterior (Fig. 14b). En la región branquial este vaso se halla en comunicación con los vasos de las branquias. El vaso sanguíneo ventral también se muestra bastante grande en la región branquiogenital (Figs. 10a y 12a), reduciendo su tamaño desde esta zona hacia el ano (Figs. 12b, 14a-b).

5. BRANQUIA

El aparato branquial comienza en el límite entre collar y tronco, por la región dorsal (Fig. 11a). Aquí la parte posterior de la faringe está diferenciada en una región dorsal branquial y una región ventral digestiva, de aproximadamente igual amplitud (Fig. 12a). A cada lado, en la parte media, la pared de la faringe tiene

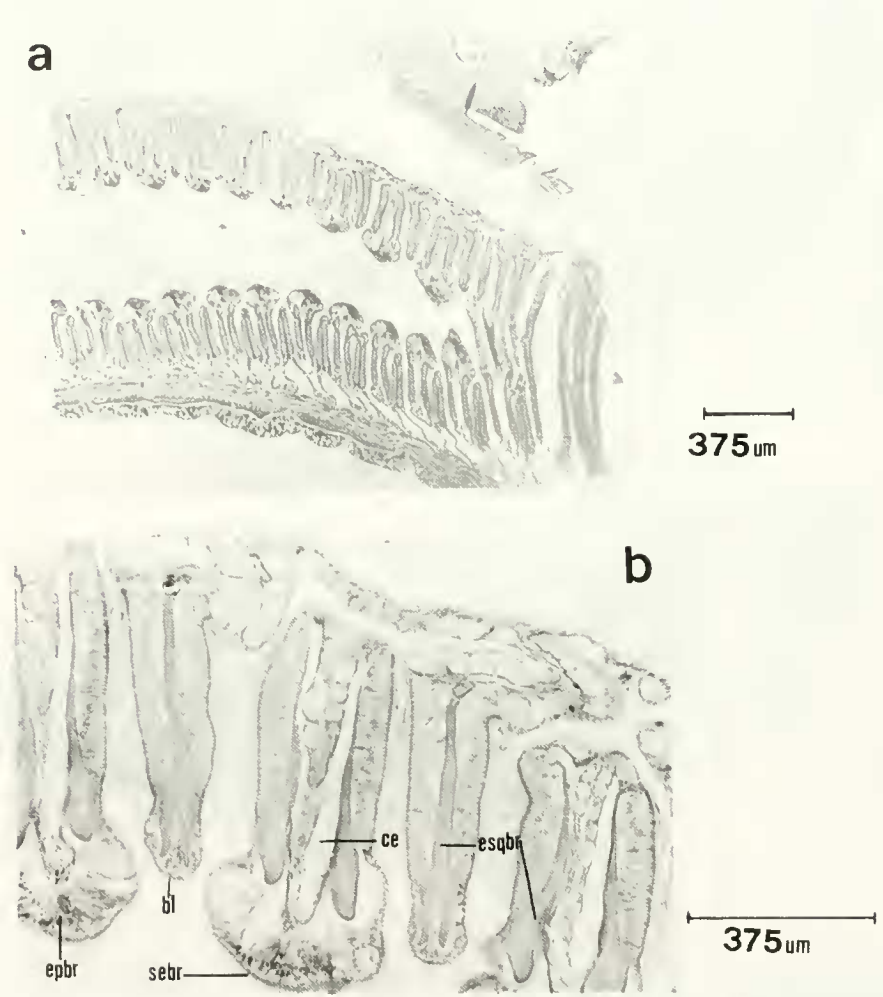


Figura 11. a) Sección longitudinal de la región branquial; b) Detalle de a: bl, barra lingual; ce, celoma; epbr, epitelio branquial; esqbr, esqueleto branquial; sebr, septo branquial.

una proyección hacia adentro de la cavidad, que delimita claramente la región branquial respiratoria dorsal de la región digestiva ventral (Figs. 10a y 12a). Estas proyecciones no se fusionan sino que dejan a ambas regiones de la faringe comunicadas en toda su extensión y determinan la formación de dos pliegues longitudinales notorios en la base de la faringe branquial, llamados crestas parabranquiales (Fig. 12a).

La faringe branquial está perforada por dos series longitudinales simétricas de aberturas. Estas dos series están separadas por una proyección hacia el interior de la pared media dorsal de la faringe, llamada cresta epibranquial (Fig. 12a). En sección transversal, ésta es convexa y consta de un tejido epitelial de células cilíndricas altas, angostas y ciliadas, con algunas células glandulares intercaladas.

Las aberturas branquiales son alargadas y comunican directamente la faringe branquial al exterior a través del espacio entre dos septos branquiales sucesivos. No existen sacos branquiales, siendo visibles externamente las barras linguales que separan en dos cada espacio entre septos sucesivos. Las barras linguales sobresalen hacia la cavidad branquial (Figs. 10a, 11a y 12a). La barra lingual posee en su interior una pequeña cavidad que corresponde al celoma de la barra (Fig. 11b). Los septos branquiales que separan las hendiduras son sólidos, sin cavidad interna. Ambas estructuras, septos y barras linguales, poseen un epitelio cilíndrico alto fuertemente ciliado sobre las caras en que se enfrentan. Hay un epitelio alto, con células alargadas, cubriendo la proyección de las barras linguales al interior de la faringe. Además se encuentran células glandulares en las caras faríngeas de los septos y barras linguales. Las barras linguales y septos están sostenidos por piezas esqueléticas, que se aprecian de la misma consistencia que el esqueleto proboscídeo al macerar la branquia en KOH al 1%. En la barra lingual se observan dos varillas esqueléticas con dos salientes a cada lado de la cavidad celómica y en el septo se ve una varilla, con un extremo agudo hacia el lado externo y uno bífido hacia el lumen branquial. Cada barra lingual está sujeta al septo adyacente por finas conexiones transversales esqueléticas, llamadas sinaptículos. Estos dejan a las barras

linguales fijas e inmóviles (Figs. 10a, 11b y 12a).

6. ALAS GENITALES Y GÓNADAS

En sección transversal se observa el celoma dividido por tabiques longitudinales que se originan en la pared del intestino y se prolongan a diversas alturas hacia los extremos distales del ala genital de cada lado. Estos tabiques, llamados septos laterales, separan el celoma en cada ala genital en dos cavidades, ventral y dorsal. La cavidad ventral aloja las gónadas, que se desarrollan llenándola y comprimiendo virtualmente la cavidad dorsal. El septo lateral lleva un vaso sanguíneo, denominado vaso lateral (Fig. 12a-c).

Las gónadas comienzan casi inmediatamente al inicio del tronco y terminan al comienzo de la región hepática. Son grandes y numerosas, tienen forma de saco, lobuladas y ovoides. Están separadas internamente por tabiques de tejido conjuntivo, conteniendo una rica red de vasos sanguíneos. Existe una gran cantidad de huevos en las hembras maduras, relativamente grandes y con poco vitelo. Es difícil la observación de los gonoporos en las hembras maduras por encontrarse oviplenas, pero las gónadas se abren al exterior por un poro que con frecuencia se halla cerca de las aberturas branquiales (Figs. 12a-c y 13).

7. SISTEMA DIGESTIVO

El aparato digestivo es un largo tubo epitelial recto que comienza en la boca, en la extremidad anterior del collar, y termina en la extremidad posterior donde se abre en el ano. Se distinguen en él cuatro grandes regiones: faringe, esófago, intestino hepático y posthepático.

La parte ventral de la faringe, que cumple una función digestiva, está adherida a la pared del tronco mediante fibras musculares radiales y por el mesenterio ventral del tronco. La faringe digestiva posee un epitelio interno cilíndrico ciliado extremadamente alto y núcleos apicales mirando hacia el lumen. Existen células con contenido secretor en la base del epitelio, que no se observan hacia el lumen. El epitelio es de espesor variable, bastante glandular, con vacuolas desde la zona media hacia el lumen;

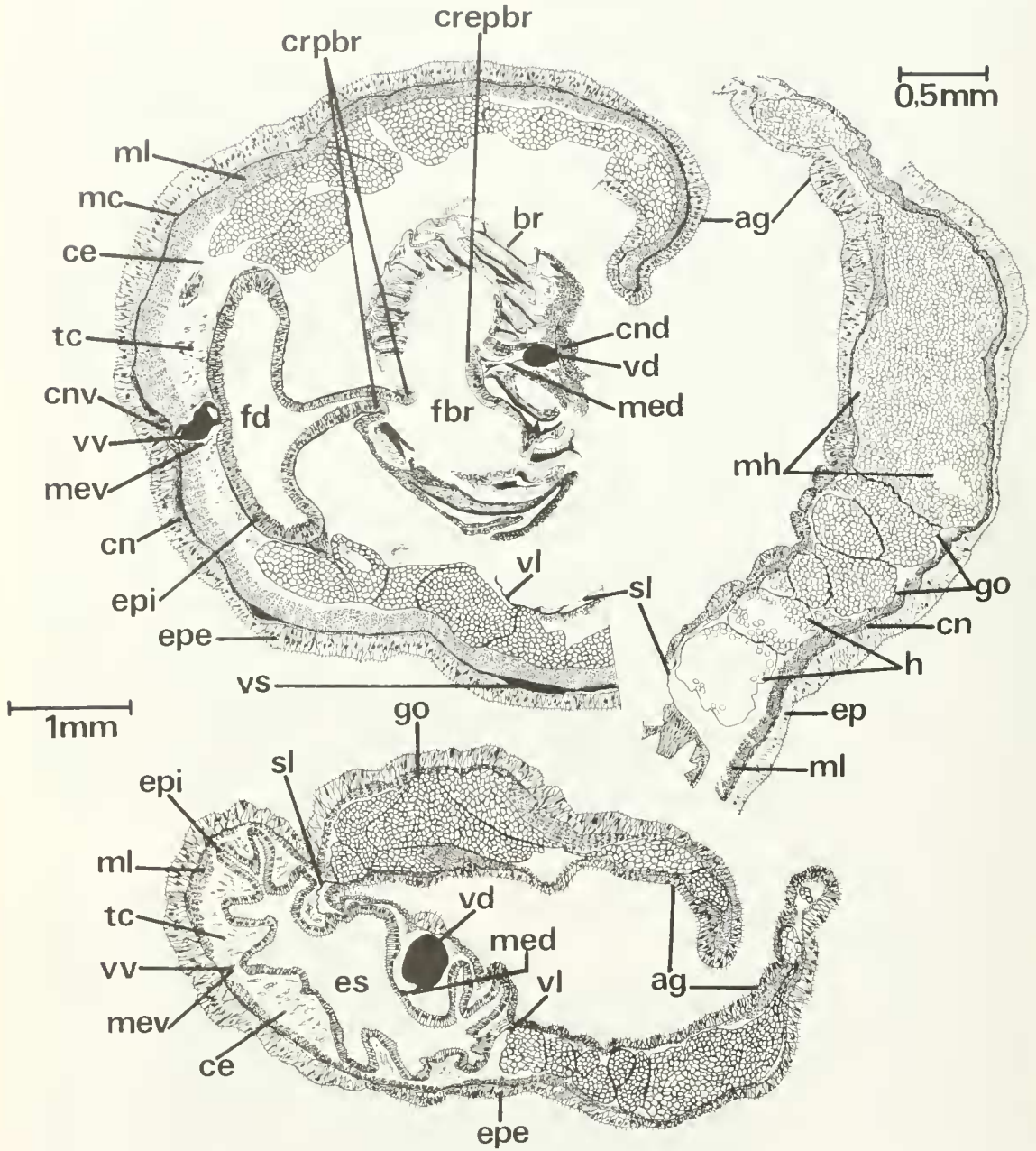


Figura 12. a) Sección transversal de la región branquiogenital; b) Sección transversal de la región genital; c) Detalle de b, mostrando ala genital y septo lateral; ag, ala genital; br, branquia; ce, celoma; cn, capa nerviosa; cnd, cordón nervioso dorsal; cnv, cordón nervioso ventral; crepbr, cresta epibranquial; crpbr, cresta parabranchial; ep, epitelio; epe, epitelio externo; epi, epitelio interno; es, esófago; fbr, faringe branquial; fd, faringe digestiva; go, gónada; h, huevo; mc, musculatura circular; med, mesenterio dorsal; mev, mesenterio ventral; mh, membrana del huevo; ml, musculatura longitudinal; sl, septo lateral; tc, tejido conjuntivo; vd, vaso dorsal; vl, vaso lateral; vs, vaso sanguíneo; vv, vaso ventral.

en el lado ventral el epitelio es mucho más irregular que el resto, con núcleos basales (Figs. 10a-b, 12a y 15b).

El esófago, ubicado en la región post-faríngea, avanza a lo largo de la región genital del tronco extendiéndose hasta la región hepática. Tiene una estructura similar en toda su extensión, posee un lumen grande, pero reducido en las hembras oviplanas a un espacio menor por la gran masa de huevos que presionan las paredes laterales, que son regularmente plegadas, cubiertas de un epitelio delgado y lleno de cilios cortos con núcleos ubicados en el tercio basal. Existen células secretoras en menor cantidad que en el epitelio externo. En la zona donde el epitelio se evagina se presenta más delgado y en las partes profundas es un

poco más grueso (Fig. 12b).

El resto del aparato digestivo se divide en intestino hepático y posthepático. El intestino hepático se caracteriza externamente por la presencia de numerosas saculaciones (Fig. 2). La pared interna del intestino es muy plegada, y posee un epitelio columnar ciliado (Fig. 14a). Al interior de las saculaciones hepáticas el epitelio es ciliado, muy alto y secretor, con conductos ramificados en el espesor, también ciliados en su interior. El epitelio es densamente celular, con células de forma poliédrica con abundantes granulaciones café oscuras y núcleos redondos. Hay células glandulares en todo el espesor del epitelio, principalmente en el lado dorsal del intestino, con mayor cantidad de vacuolas de secreción en la parte que mira

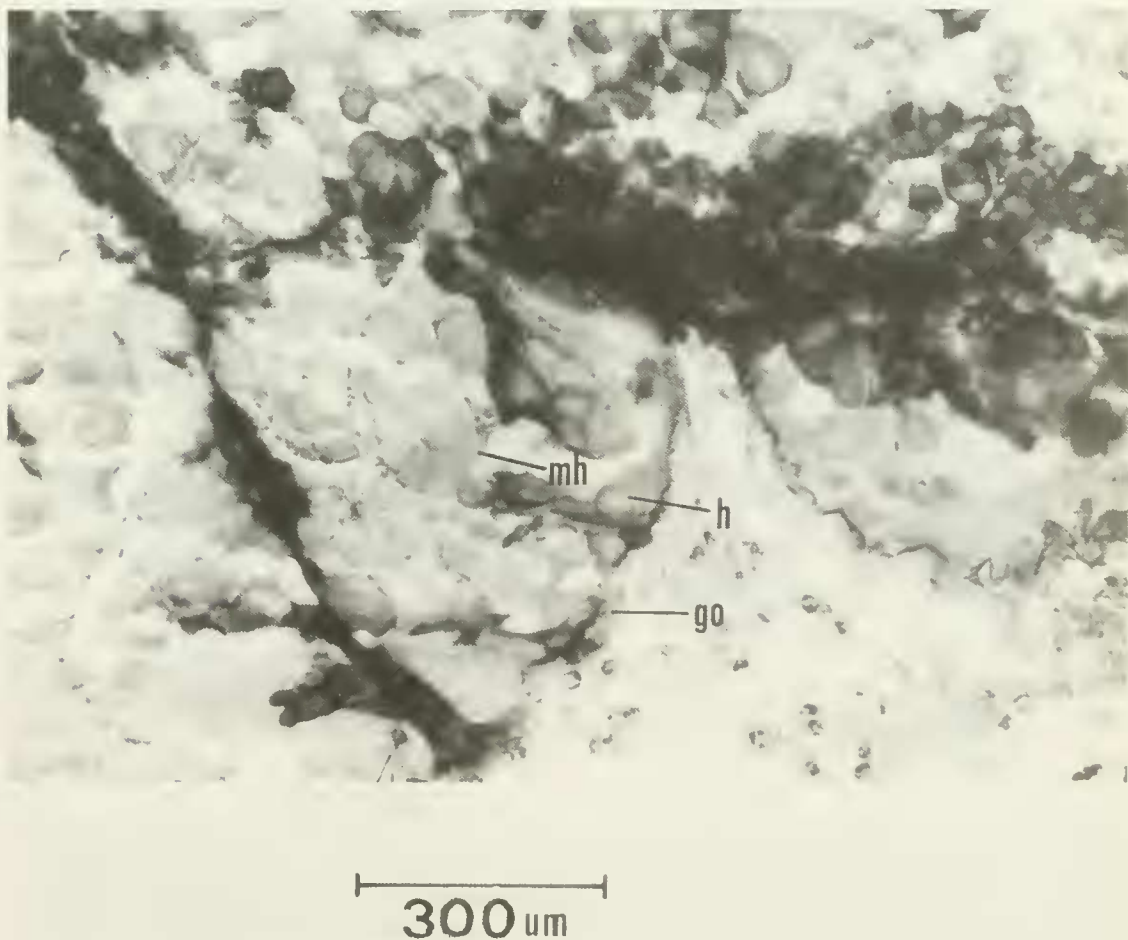


Figura 13. Sección transversal de gónada de una hembra madura; go, gónada, h, huevo; mh, membrana del huevo.

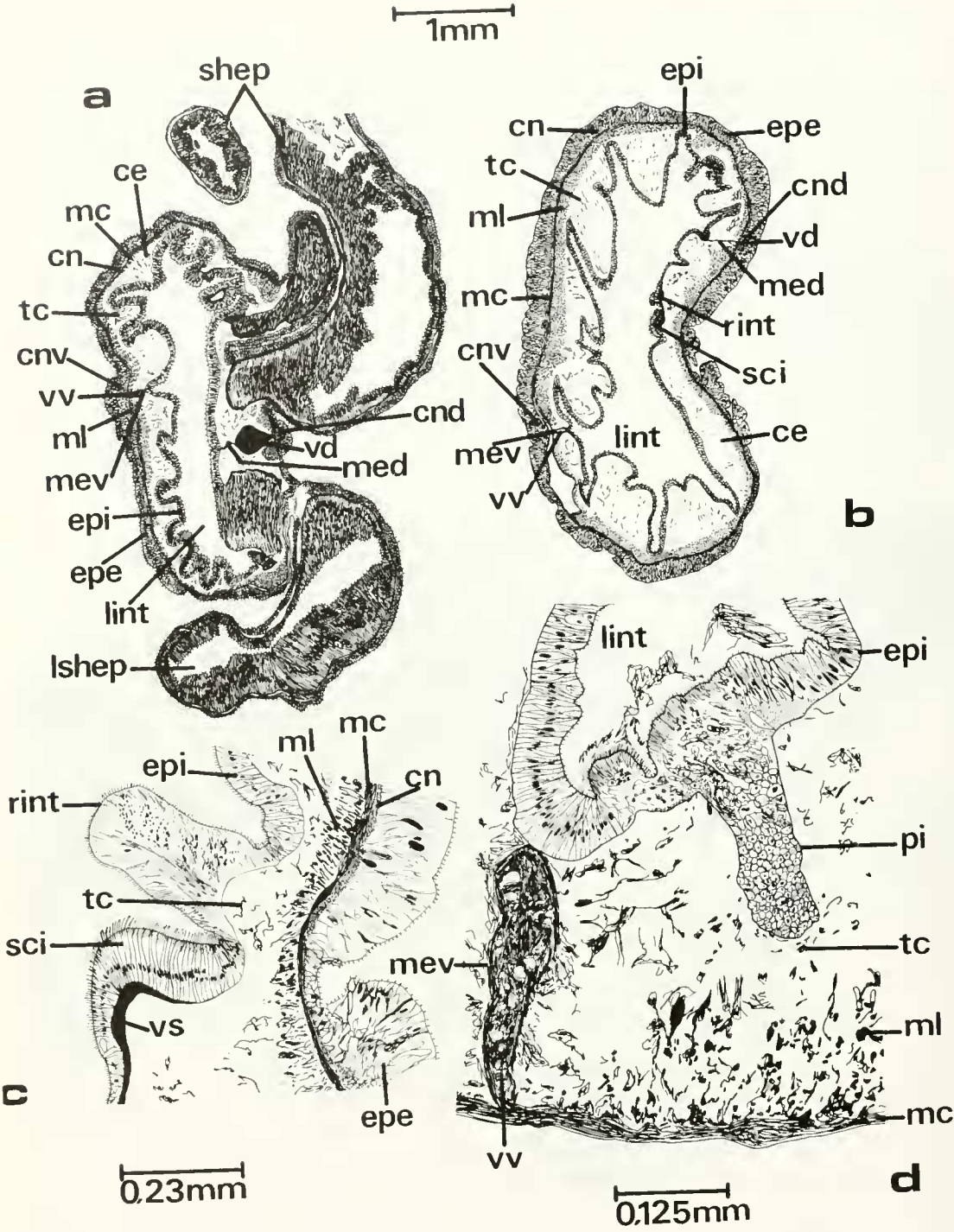


Figura 14. a) Sección transversal de la región hepática; b) Sección transversal de la región poshepática; c) Detalle de b, mostrando surco ciliado longitudinal y repliegue intestinal; d) Sección transversal de la pigocorda; ce, celoma; cn, capa nerviosa; cnd, cordón nervioso dorsal; cnv, cordón nervioso ventral; epe, epitelio externo; epi, epitelio interno; lint, lumen intestinal; lshep, lumen saculación hepática; mc, musculatura circular; med, mesenterio dorsal; mev, mesenterio ventral; ml, musculatura longitudinal; pi, pigocorda; rint, repliegue intestinal; sci, surco ciliado; shep, saculación hepática; tc, tejido conjuntivo; vd, vaso dorsal; vs, vaso sanguíneo; vv, vaso ventral.

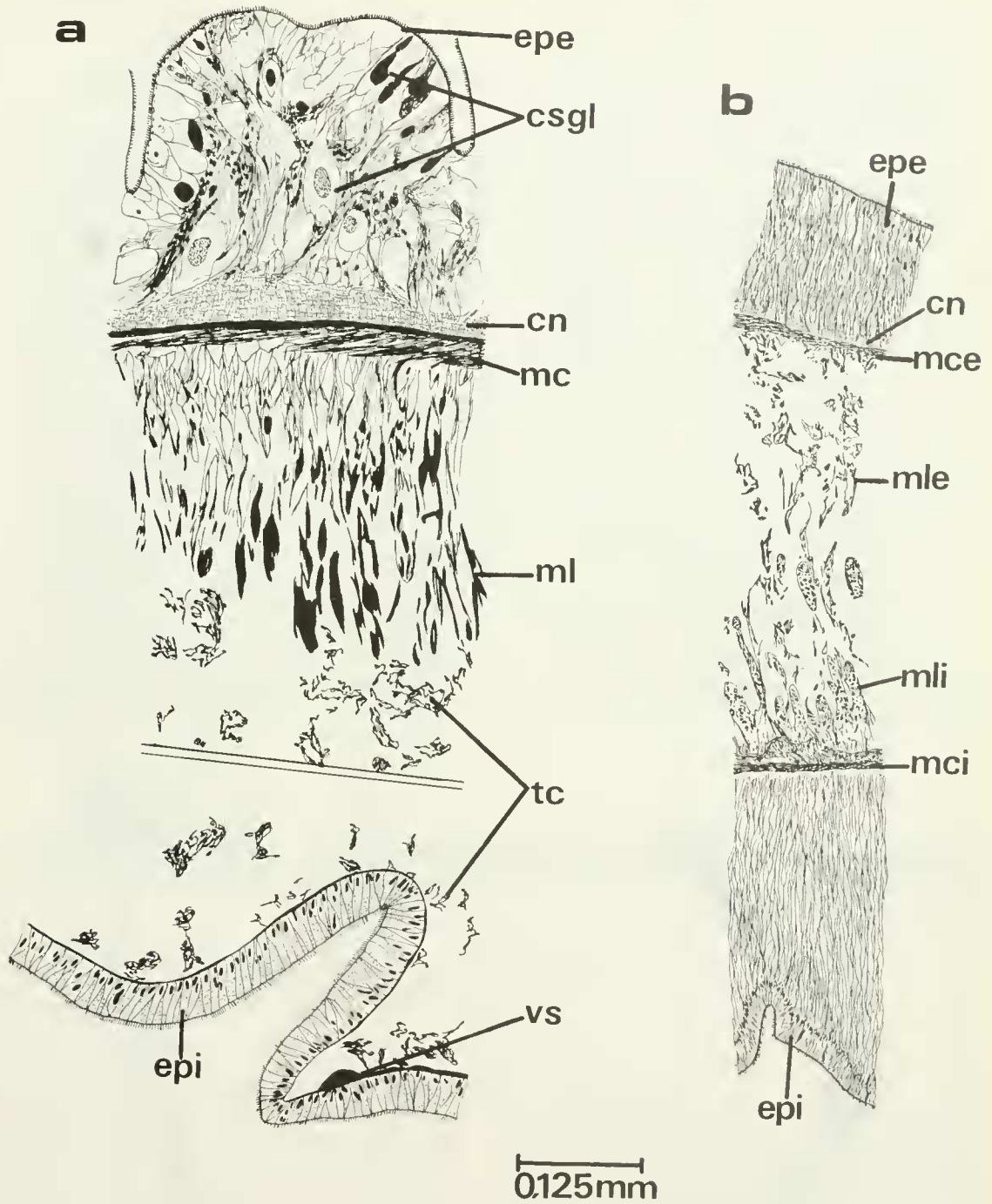


Figura 15. a) Sección transversal del intestino posthepático, mostrando epitelio externo e interno y musculatura; b) Detalle de la pared del cuerpo en el comienzo de la región branquial, mostrando tegumento, musculatura y epitelio interno; cn, capa nerviosa; csgl, célula secretora glandular; epe, epitelio externo; epi, epitelio interno; mc, musculatura circular; mce, musculatura circular externa; mci, musculatura circular interna; ml, musculatura longitudinal; mle, musculatura longitudinal externa; mli, musculatura longitudinal interna; tc, tejido conjuntivo; vs, vaso sanguíneo.

hacia el lumen. En la parte posterior y ventral del intestino hepático, el epitelio es más glandular, y está rodeado por vasos sanguíneos (Fig. 14a).

El intestino posthepático presenta un epitelio cilíndrico delgado con cilios más cortos que el intestino hepático. Las células glandulares secretoras y vacuolas son más escasas, no hay granulaciones, los repliegues se hacen más irregulares y la cavidad más espaciosa (Fig. 14b). En la región dorsal, a cada lado de la línea media, hay dos bandas o surcos ciliados longitudinales, con células cilíndricas altas, núcleos mediales y cilios muy largos, lo que los hace fácilmente distinguibles (Fig. 14b-c). A cada lado de los surcos hay un repliegue intestinal que se dispone paralelo a ellos (Fig. 14b-c). En esta región se observa también una expansión laminar de la pared del intestino hacia el celoma, adyacente al mesenterio ventral, llamada pigocorda, que termina antes de llegar al ano. En su interior se pueden observar células con núcleos redondos y vacuolas (Fig. 14d).

La parte final del intestino posthepático se caracteriza por un epitelio con cilios cortos, excepto en algunos repliegues, en donde son más largos (Fig. 15a-b). El ano es terminal,

muy ancho, y en el borde el epitelio externo y el interno se continúan sin interrupción.

HABITAT Y FAUNA ACOMPAÑANTE

Ptychodera flava forma parte de la infauna bentónica del mesolitoral. Vive dentro de madrigueras en forma de U que excava en la arena y el fango (Fig. 16). Ejemplares mantenidos en acuarios de observación en el laboratorio mostraron gran habilidad para excavar la madriguera e introducirse en el sustrato utilizando la probóscide, que cambia de forma y permite avanzar dentro del sustrato, anclarse en él, contraer el cuerpo y luego volver a excavar. De esta forma un ejemplar se introduce completamente en el sustrato en menos de 20 minutos. A medida que se introduce se produce la secreción de mucus en la epidermis de toda la superficie del cuerpo, que permite consolidar la pared de la madriguera. Eventualmente la probóscide sube nuevamente a la superficie, en donde abre uno o dos orificios anteriores permanentes, aparentemente utilizados como inhalante. Dentro de la madriguera las alas genitales cubren el aparato branquial, dejando una suerte de cavidad que permite la salida

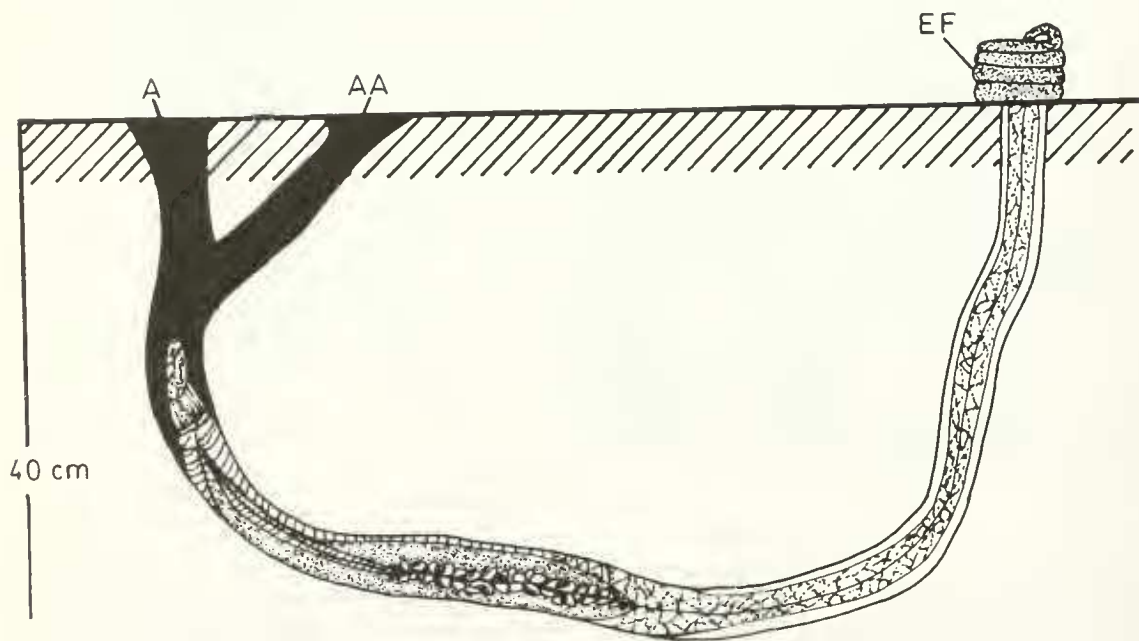


Figura 16. Madriguera de *Ptychodera flava*; A, abertura principal; AA, abertura accesoria; EF, espira fecal.

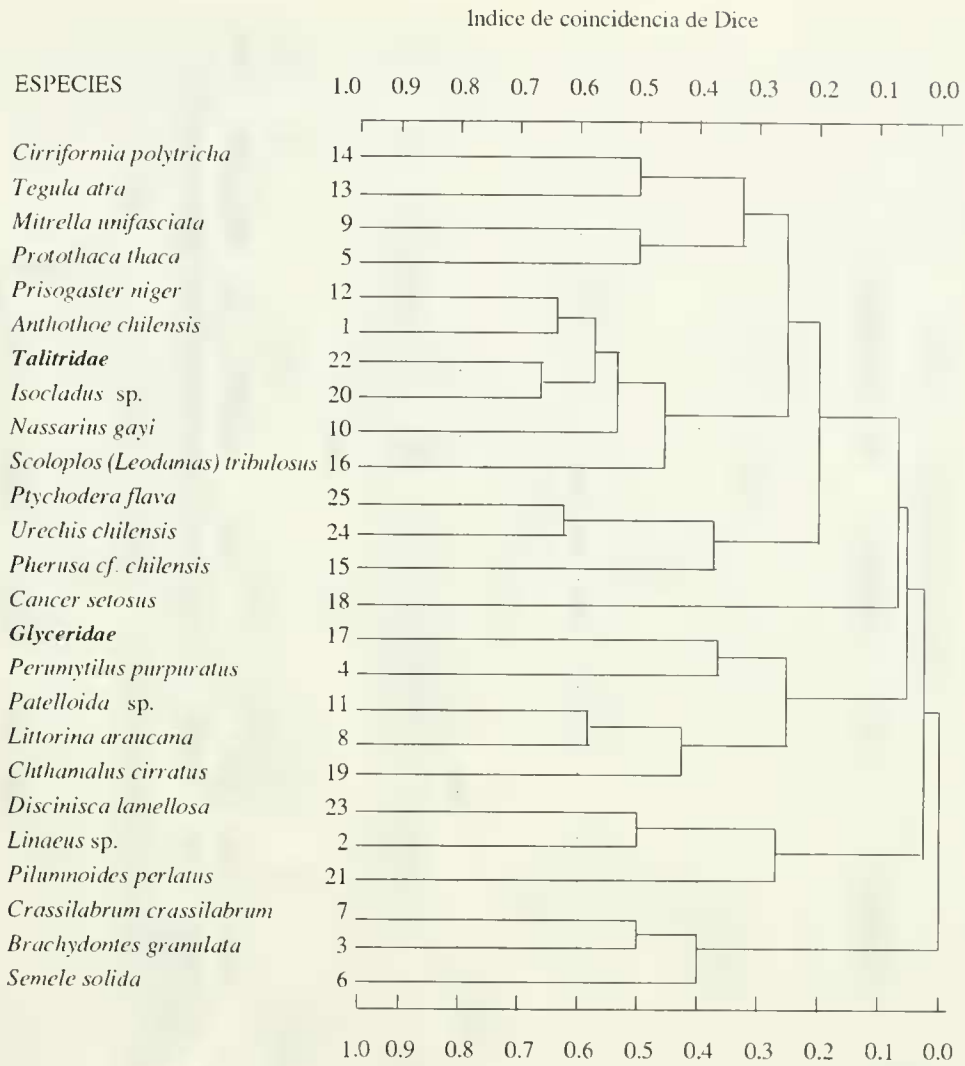
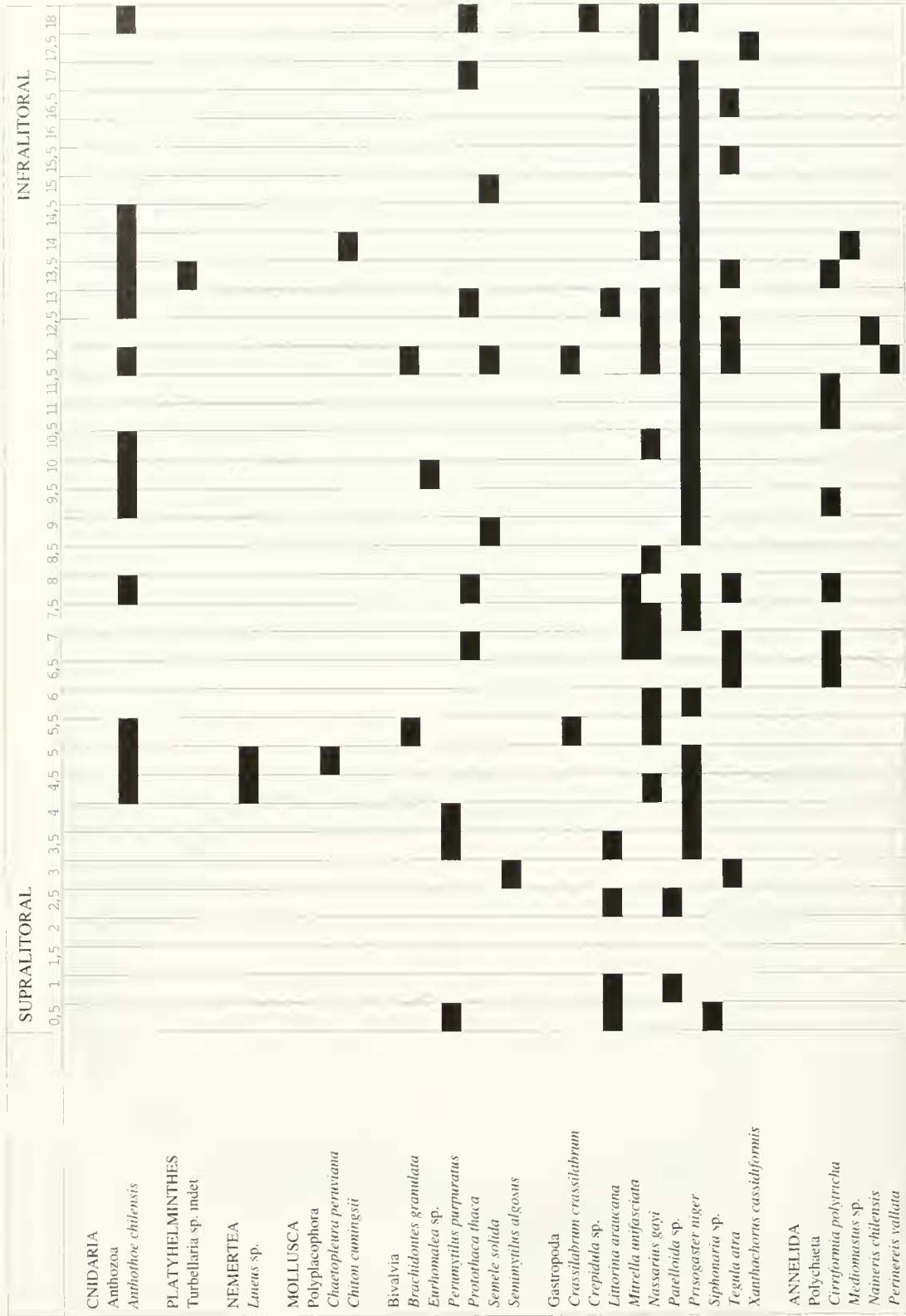


Figura 17. Dendrograma de relaciones entre especies de doble presencia de acuerdo a su distribución vertical en el intermareal, usando el índice de coincidencia de Dice.

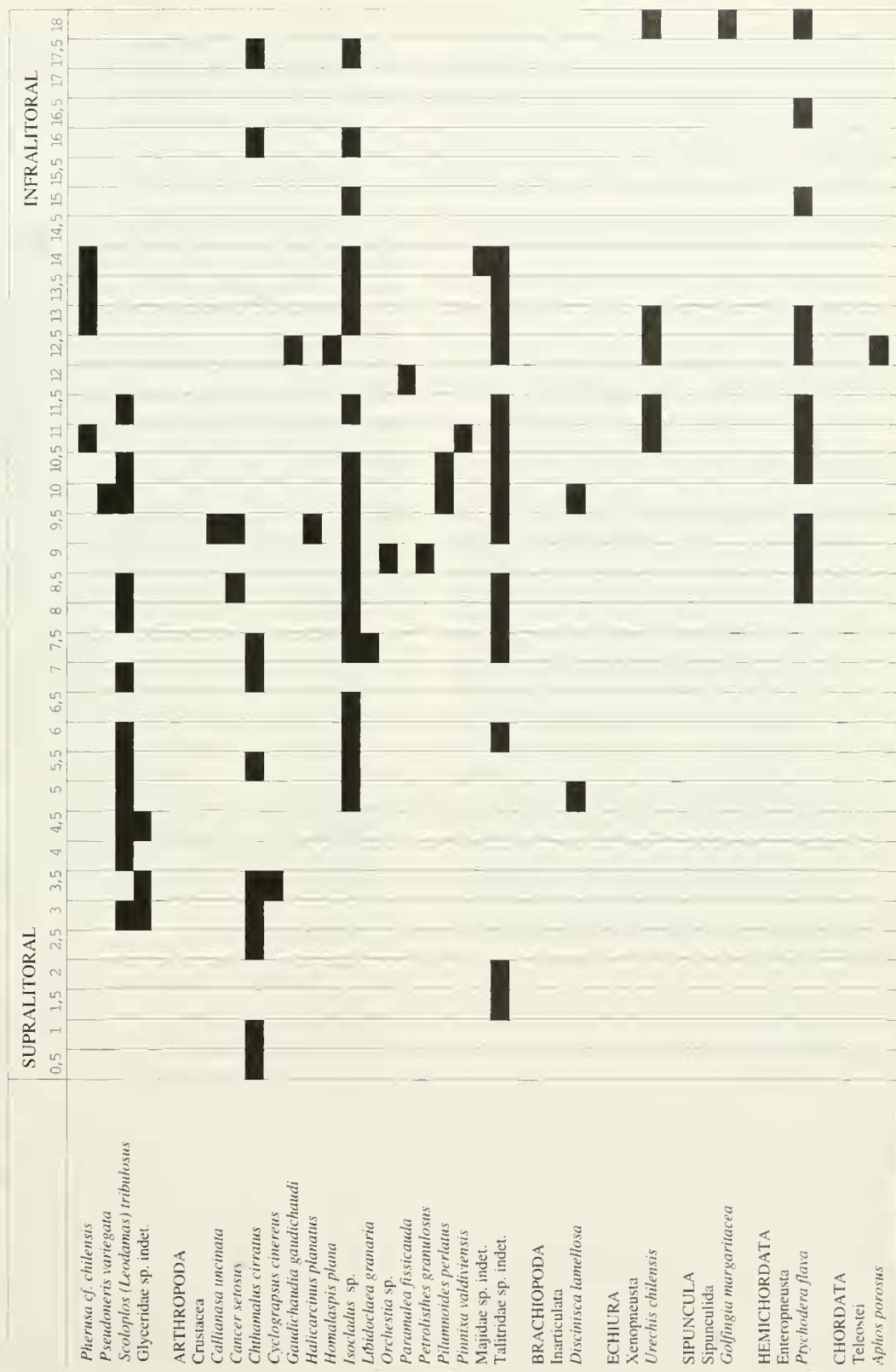
de agua de las hendiduras branquiales. Durante la excavación, y posteriormente, durante la alimentación, el sustrato es introducido a la boca, pasa por el tubo digestivo y es finalmente defecado en forma de una espiral, que queda depositada en la superficie, alrededor de la abertura posterior de la madriguera (Fig. 16). Estas espiras ("mounds") son características en la superficie durante la marea baja, lo que revela la presencia de numerosos ejemplares en el lugar estudiado. *P. flava* es abundante en el bentos intermareal, hasta profundidades

aproximadas de 40 cm, con densidades de hasta 44 especímenes por m². El análisis cualitativo de la fauna acompañante de *Ptychodera flava* entrega 49 especies, reunidas en 10 conjuntos faunísticos mayores. Como se puede apreciar en la Tabla IV, en esta localidad de La Cata, Bahía de Concepción, los grupos más representativos son Gastropoda, Polychaeta, Crustacea, Echiura y Anthozoa. Entre los gastrópodos, las formas más frecuentes a través de todo el intermareal corresponden a *Prisogaster niger*, *Nassarius gayi* y *Tegula atra*; entre

TABLA IV. Distribución y zonación de fauna intermareal acompañante.



(TABLA IV. Continuación)



anélidos poliquetos sobresalen *Pherusa* cf. *chilensis*, *Cirriformia polytricha* y *Scoloplos (Leodamas) tribulosus*; entre los crustáceos destacan *Isocladus* sp. y Talitridae sp. indet.; en Echiura sólo se halla presente *Urechis chilensis*, el cual, como se ha dicho, se encuentra muy asociado con *Ptychodera flava*, y por último dentro de Anthozoa se halla *Anthothoe chilensis* y otras especies no identificadas.

En los primeros 8 m desde el borde supralitoral de los transectos estudiados no se encuentra *Ptychodera flava* y la fauna está representada predominantemente por *Prisogaster niger*, *Nassarius gayi*, *Littorina araucana*, *Scoloplos (Leodamas) tribulosus*, Glyceridae sp. indet., *Chthamalus cirratus* e *Isocladus* sp.

En la Fig. 17 se presenta el dendrograma obtenido al aplicar el índice de similitud de Dice a *Ptychodera flava* y su fauna asociada, considerando como valor significativo (o de corte) en forma arbitraria un 50% de similitud. Este análisis permitió visualizar un conglomerado principal o mayor que incluye a *P. niger*, *A. chilensis*, Talitridae sp. indet., *Isocladus* sp. y *N. gayi*. Además se observan núcleos unidos a un nivel de significancia de un 50% o más, pero que pertenecen a conglomerados mayores unidos a niveles bajos de significancia. Entre éstos sobresale la asociación de *Ptychodera flava* y *U. chilensis*, unidos a un nivel de 62%; la de *Patelloida* sp. y *L. araucana*, unidos a un nivel de 57% y los clados *C. polytricha* y *T. atra*, *M. unifasciata* y *P. thaca*, *D. lamellosa* y *Lineus* sp., *C. crassilabrum* y *B. granulata*, todos unidos a un nivel de significancia de 50%.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

1. DISTRIBUCIÓN

No existen registros ni trabajos previos sobre la presencia de enteropneustos en Chile. El registro más cercano hasta ahora era el de *Schizocardium peruvianum* Spengel, 1893 (Hyman, 1959) de la costa peruana. Este trabajo es, por lo tanto, el primer estudio y registro para Chile de *Ptychodera flava* Eschscholtz, 1825. Esta especie está diseminada ampliamente en el Indo-Pacífico y en la costa occidental del Atlántico, con una dispersión típicamente

pantrropical. La ampliación de la distribución a la costa sudamericana del Pacífico Sudoriental indicaría que la especie traspasa hacia el Este la barrera del Pacífico Oriental, en oposición a lo sugerido por Scheltema (1987).

2. RECOLECCIÓN

P. flava se encuentra en abundancia durante todo el año en el intermareal de la localidad de La Cata, en la playa de Lirquén, por lo que se trata de un excelente lugar para realizar un trabajo de este tipo, con una densidad muy alta, de más de 40 especímenes por m², siendo una de las especies de invertebrados más característica del lugar. La mayor dificultad en su recolección estriba en el método para remover los especímenes de las madrigueras en que se encuentran, lo que debe ser hecho con gran cuidado, tomándolos de la región anterior, tirando suavemente hacia arriba en la dirección de la madriguera y sacando los trozos de rocas alrededor del cuerpo a medida que éste sale al exterior.

Una vez recolectados, los animales vivos reaccionan a estímulos mecánicos y luminosos en forma enérgica, contrayendo el cuerpo hasta aproximadamente un 50% de su longitud. Por esta razón deben ser narcotizados y protegidos de la luz antes de fijarlos para estudios morfológicos. Para ello da buen resultado la combinación de mentol/MgCl₂ en partes iguales agregada directamente al agua de mar.

3. CLASIFICACIÓN

Los especímenes estudiados pertenecen a la familia Ptychoderidae por todas las características observadas a través de las preparaciones histológicas, como la presencia de septos laterales del celoma del tronco, de constricciones parabranquiales que separan el tubo digestivo anterior en una parte respiratoria y una digestiva, la presencia de dos surcos ciliares longitudinales en el intestino abdominal, la presencia de pigocorda, una expansión laminar de la pared interior del intestino abdominal hacia el celoma y la presencia de dos cortas extensiones del esqueleto de la probóscide hacia la cavidad bucal, o crura. Otros caracteres, como alas genitales, saculaciones hepáticas y sinaptículos

de la faringe, combinados con los anteriores, confirman esta clasificación a nivel de familia.

Los especímenes estudiados coinciden con la diagnosis genérica de Van der Horst (1934) en la forma elongada de las aberturas branquiales, las alas genitales anchas, los septos laterales poco desarrollados, la forma y disposición de las saculaciones hepáticas, la cuerda del collar con canal central continuo y las gónadas de ubicación paralela en las alas genitales. Sin embargo, los especímenes estudiados no poseen el órgano racemoso o en coliflor descrito por Van der Horst en la pared dorsal de la abertura bucal, y solamente en algunos especímenes existe un engrosamiento de esta pared. La ausencia de este órgano sugeriría una semejanza con el género *Balanoglossus*, pero discrepan con este último principalmente en el gran tamaño de las perforaciones branquiales, la continuidad del canal en la cuerda del collar, la disposición de las gónadas y la forma y disposición de las saculaciones hepáticas del tronco. Por esta razón modificamos la diagnosis genérica de *Ptychodera*, de modo de no hacer condición necesaria la presencia del órgano racemoso.

4. MORFOMETRÍA Y DESARROLLO

El espécimen de mayor tamaño colectado alcanza 39,2 cm de longitud total. Los más largos son considerablemente mayores que los descritos por Nishikawa, del Japón (1977), pero de tamaño semejante a los descritos por otros autores de Hawaii (Van der Horst, 1930; Edmonson, 1946 in Nishikawa, 1977; Rao, 1962). En todas las muestras mensuales colectadas y medidas (más de 20), cada una de aproximadamente diez especímenes, sólo fue recolectado un ejemplar pequeño, de 2,6 cm de longitud en junio de 1986. Ejemplares algo mayores, de 4 a 5 cm de longitud fueron recolectados en noviembre del mismo año. Aunque éstas son observaciones preliminares y muy poco significativas, sugieren que el reclutamiento en el intermareal se efectuaría entre invierno y primavera. Esto no coincide con el reclutamiento continuo a lo largo del año sugerido por Nishikawa (1977) en Japón. Sin embargo, la poca frecuencia de especímenes pequeños coincide con su sugerencia de que las larvas tienen lugares diferentes

de fijación y metamorfosis, y que los juveniles reclutan con posterioridad al intermareal. Las mediciones morfométricas realizadas excluyen la probóscide, altamente contráctil. El mesosoma y la región branquiogenital del metasoma corresponden a un tercio del largo total; los dos tercios restantes corresponden al tronco y probóscide (ver Tabla IV).

5. TEGUMENTO

El cuerpo está cubierto por una epidermis especializada, de células ciliadas, entremezcladas con células glandulares. Estas últimas producen la abundante cubierta de mucus que cubre el cuerpo del organismo.

La epidermis del collar ha sido descrita con cinco zonas transversales distintas (Spengel, 1893), donde se observan tres bandas claras alternadas con 2 más oscuras. En los especímenes estudiados fue posible observar claramente sólo 4 de las 5 zonas descritas en la literatura, situación descrita también para *Balanoglossus misakiensis* por Van der Horst (1930). Este mismo autor describió, en una especie de otro género, *Saccoglossus otagoensis*, solamente tres zonas (op. cit.)

La epidermis del tronco también es ciliada pero muestra algunas diferenciaciones. En muchas áreas el epitelio es muy glandular y secretor de mucus, pero hay pocas glándulas y cilios en los surcos de los anillos transversales y en las saculaciones hepáticas.

De acuerdo a la literatura, el mucus secretado por las distintas regiones del cuerpo tiene composiciones diferentes, con mucopolisacáridos ácidos o proteínas (Barrington, 1965). Entre los componentes hay mucopolisacáridos nocivos que pueden repeler predadores (Brusca & Brusca, 1990). La mayoría de estas secreciones tienen un olor similar al yodo, lo que ocurre en los especímenes estudiados. En *P. flava*, el compuesto identificado como responsable de este olor es 3-Cloroindol (Uribe *et al.* en preparación).

La membrana basal de la epidermis está descrita como compuesta de dos lamelas fusionadas (Hyman, 1959). Sin embargo, esta doble estructura es muy difícil de observar al microscopio de luz y su presencia puede ser detectada solamente por la gran cantidad

de vasos y lagunas sanguíneas que yacen en ella. Es una membrana anhistia que acompaña al epitelio tegumentario en toda su extensión y sobre la cual reposa la capa fibrilar nerviosa. Pertenecce a la categoría de tejidos no estructurados, heterogéneos, que Spengel (1893) ha reunido bajo el nombre de membranas limitantes.

6. SISTEMA NERVIOSO

Uno de los aspectos más interesantes y discutidos en la literatura sobre Enteropneusta es su sistema nervioso. Aun cuando un verdadero sistema nervioso central en el sentido morfológico no existe, sí hay un sistema nervioso muy primitivo en cuanto a su nivel de organización, algo semejante al de Pogonophora (Barrington, 1965). Presenta dos partes principales, un sistema llamado difuso y uno localizado.

El sistema nervioso difuso no tiene ningún tipo de centralización, y consiste en un plexo o capa de fibras nerviosas que yace entre la base de las células epiteliales inmediatamente sobre la membrana basal. Está formado por axones de neuronas bi y multipolares, y encierra numerosos elementos de sostén perpendiculares a la capa neurofibrilar. A este tipo difuso pertenecen también los raros elementos nerviosos que acompañan a veces a los órganos internos como faringe, formaciones celómicas, etc. (Dawydoff, 1948). Con diferente desarrollo (difícilmente visible en la región branquiogenital pero bien desarrollado en la probóscide, collar y región abdominal o posthepática), este sistema está presente a lo largo de todo el cuerpo de *P. flava*.

El sistema nervioso localizado está constituido por dos cordones nerviosos longitudinales, dorsal y ventral. Estos dos cordones nerviosos determinan en el espesor de la pared del cuerpo del mesosoma y metasoma dos crestas medianas relativamente poco diferenciadas y que representan una condensación local del sistema nervioso difuso. El cordón nervioso ventral no excede ni en el adulto ni en el embrión el límite del septo del tronco-collar. A este nivel se bifurca en dos ramas, que se separan rodeando la base del collar para formar una estructura anular, el anillo perifaríngeo, el que guarda siempre su posición epitelial y une el cordón

nervioso ventral con el dorsal, justo en el punto de su pasada al collar. En la probóscide sólo se encuentra el cordón dorsal, continuación anterior de la cuerda del collar. Este sistema localizado es claramente visible en cortes transversales de *P. flava* a lo largo de las tres regiones del cuerpo.

El sistema nervioso localizado presenta además un órgano muy diferenciado, la cuerda del collar ("collar chord", Hyman, 1959), neurocorda ("neurochord", Knight-Jones, 1952, Barrington, 1965), médula del collar ("moelle collaire", Dawydoff, 1948), tubo medular del collar ("tubo medullaire collaire" Dawydoff, 1948), o cordón medular del collar ("cordon médullaire du collet", Lang, 1898). Por su posición y estructura, éste es considerado frecuentemente como un órgano nervioso central. Según Bullock (*in* Hyman, 1959) es simplemente una tira de epidermis sumergida con forma semicircular o de media luna al corte transversal, con un lumen o canal central continuo, claramente visible en *Ptychodera*, pero ausente o sólo parcial y discontinuo en *Balanoglossus* y ocasionalmente desarrollado en *Glossobalanus*, los otros dos géneros de la familia. El lumen se abre por los neuroporos anterior y posterior. Histológicamente esta cuerda del collar se caracteriza por:

1. Revestimiento externo con una membrana limitante.
2. Elementos ganglionares ubicados preferentemente en su región central, tapizando la cavidad axial. La parte fibrilar ocupa una posición periférica.
3. Piso diferenciado como tejido nervioso. Techo con epidermis tegumentaria ordinaria que puede contener células glandulares.
4. Neuronas bi y multipolares se agregan a las células ganglionares unipolares que alcanzan una talla gigantesca (Spengel, 1893).

Las tres primeras características fueron observadas claramente en *P. flava*, pero no así las células gigantes, que sólo se pueden observar inequívocamente con tinciones específicas para tejido nervioso.

Aun cuando es indudable que este órgano representa morfológicamente una porción concentrada y modificada del sistema difuso, en forma de un órgano especializado y centralizado, las relaciones evolutivas entre la cuerda

nerviosa dorsal hueca de los cordados y la cuerda del collar de los enteropneustos son inciertas. Como esta última está formada por una invaginación del ectodermo y es efectivamente hueca en algunas especies, sugiere una relación de parentesco con la anterior (Malakov, 1982, fide Ivanova-Kasas, 1984), que sin embargo no es necesariamente una homología (Brusca y Brusca, 1990). Es ciertamente un remedo de la morfogénesis del sistema nervioso central de los vertebrados como han reconocido varios autores, entre ellos Barrington (1965).

7. MORFOLOGÍA FUNCIONAL DE LA PROBÓSCIDE

La probóscide es, estructuralmente, un órgano muscular esencialmente cavadador. Su alta contractibilidad permite funcionar primero como una lanza y penetrar el sustrato al contraer la musculatura circular externa y algunas fibras diagonales, y luego como un ancla al expandirse la musculatura circular y contraerse fuertemente la longitudinal. En este momento se contrae el metasoma con una onda casi imperceptible que se desplaza hacia atrás, permitiendo al animal entrar en el orificio. La repetición sucesiva de este mecanismo, de manera análoga al pie cavadador de los pelecípodos, sirve para excavar la madriguera. El pedúnculo o tallo es, por lo tanto, una estructura de unión de la probóscide al resto del cuerpo a través del collar, de gran importancia en las actividades excavadoras del animal, ya que hace de nexo flexible pero resistente entre la probóscide y el meso- y metasoma durante la contracción de estos últimos. Logra su resistencia en gran parte gracias al esqueleto de la probóscide con sus crura, proyectados hacia el collar. Este mismo proceso podría ser importante en la alimentación del animal durante la excavación, ya que al penetrar la probóscide en el sustrato, ayudada por corrientes ciliares del epitelio de la misma, hace posible que éste entre a la boca.

8. COMPLEJO CENTRAL DE LA PROBÓSCIDE

Este es un grupo de estructuras constituido por la estomocorda, el pericardio, el seno central y el glomérulo, todos relacionados morfológicamente, ubicados en el centro de la probóscide.

Estomocorda: El Phylum Hemichordata ha sido caracterizado por la presencia de una cuerda incipiente, denominada notocorda ("notochord", Bateson, 1885), intestino del glande o divertículo faríngeo ("Eicheldarm", "Divertikel", Spengel, 1893, Van der Horst, 1934), divertículo preoral del glande ("diverticule préoral du gland", Lang, 1898) o estomocorda ("stomochord", Willey, 1899 in Hyman, 1959; Dawydoff, 1948, Beklemishev, 1969). Este órgano es morfológicamente un divertículo anterior de la cavidad de la boca, con revestimiento de tejido conjuntivo, lo que ha sido confirmado una vez más en este estudio a través de disección e histología. Sobre esta base, Bateson (1885) estableció afinidades filogenéticas, considerándolo homólogo de la notocorda de Cordados. Sin embargo muy pronto Spengel (1893) desechó esta relación, considerando la estructura como un simple divertículo bucal.

Los autores posteriores han mantenido esta divergencia de interpretación hasta hoy. Así por ejemplo Lang (1898), Willey (1899 in Hyman, 1959), Van der Horst (1934), Dawydoff (1948), Silén (1950 in Hyman, 1959), Hyman (1959), Romer (1967), Beklemishev (1969), Remane (1980), Barnes (1989) y más recientemente Brusca & Brusca (1990) han mantenido la interpretación de Spengel, considerando a este órgano como un desarrollo independiente, análogo o a lo más paralelo de la notocorda. Por otra parte, Schimkewitsch (1889 in Lang, 1898), Ritter (1900 in Hyman, 1959), Buchsbaum (1948), Storer y Usinger (1961) han mantenido la interpretación de Bateson, incluyendo por lo tanto a los Hemicordados como un Subphylum del Phylum Chordata. La información histológica obtenida de *P. flava* en este trabajo permite asegurar que se trata de una estructura con tejido conectivo, con una cubierta o vaina semejante a la de la notocorda de Cordados. Sin embargo la semejanza no incluye aspectos importantes como el origen mesodérmico, en este caso discutible, su corta extensión y posición más bien ventral que dorsal, y la inducción de tejido nervioso dorsalmente a la notocorda, que no ocurre en *P. flava*, por lo que no se le considera evidencia filogenética de relación de parentesco con los Cordados.

Pericardio: Este órgano ha sido denominado vesícula pulsátil ("vésicule pulsatile", Lang, 1898), vesícula cardio-pericárdica (vésicule cardio-péricardique, Dawydoff, 1948), vesícula del corazón, saco pericárdico o cardio-pericardial ("Herzblase", Spengel, 1893, "heart vesicle", "pericardial or cardiopericardial sac" Hyman, 1959), pericardio (Barnes, 1984). Este órgano representa funcionalmente el corazón, que propulsa la sangre del seno central, sobre el cual yace, mediante la contracción de su tejido muscular. Esto se hace más evidente en el género *Balanoglossus*, en el cual el pericardio rodea casi completamente al seno central. Varios autores (Dawydoff, 1948; Hyman, 1959) han sugerido que las relaciones entre el pericardio y el seno central son homólogas a las del saco pericárdico y corazón de los vertebrados, considerando que los enteropneustos se encuentran en un estado en el cual el saco pericárdico no se ha cerrado completamente alrededor del vaso o tubo cardíaco.

Seno central: El seno central ("heart", Bateson 1885; "centrale Blutraum", Spengel, 1893; "central sinus", Hyman, 1959) recibe la sangre desde el seno venoso del collar. Este vaso virtual la propulsa, mediante las contracciones de la parte basal del pericardio, hacia adelante, en dirección al glomérulo. Constituye, como se discute arriba, el tubo o vaso cardíaco.

Glomérulo: Este órgano fue denominado inicialmente glándula de la probóscide ("proboscis gland") por Bateson (1885). Este sugirió por primera vez una función excretora para este órgano, ubicado en el extremo anterior del complejo central. Posteriormente, Spengel (1893) lo denominó glomérulo del glande ("eichelglomerulus"), nombre que la mayoría de los autores ha mantenido, asociado a la función excretora, la que no ha sido aún demostrada.

9. ESQUELETO DE LA PROBÓSCIDE

Esta estructura cartilaginosa en forma de escudo relaciona estructuralmente la zona proximal y el pedúnculo de la probóscide con el collar. Debido a su composición y tamaño no se puede disecar con las técnicas tradicionales, por lo

que se emplea la maceración en KOH, que sin embargo hace difícil obtenerlo intacto para observación en el microscopio electrónico de barrido.

Sus crura o expansiones latero-posteriores se prolongan hacia atrás, alcanzando el techo de la cavidad bucal. Estos varían de longitud según la familia; son muy largos en Harrimaniidae y ciertos Spengelidae, llegando hasta la extremidad posterior del collar. Son más cortos en Ptychoderidae, alcanzando hasta aproximadamente un tercio del collar. La musculatura de la región distal de la probóscide se inserta en el borde de las alas laterales de esta estructura, proveyendo de una base relativamente rígida a la probóscide y al pedúnculo de ésta

10. REGIÓN BRANQUIOGENITAL Y FARINGOTREMIA

El color de esta región varía según el sexo de los individuos. En los machos es de color ocre y en las hembras de color amarillento, lo que coincide con las observaciones de otros autores (Nishikawa, 1977). Las alas genitales contienen las gónadas solamente en la región ventrolateral, entre el septo y la pared ventral. En los ejemplares maduros resulta difícil observar los poros genitales o gonoductos, que han sido descritos a lo largo del surco branquiogenital.

La faringe consta de dos conductos parcialmente separados por las crestas parabranquiales. La región digestiva o ventral lleva el alimento ingerido, y la región respiratoria o dorsal, perforada, tiene numerosas hendiduras branquiales, cuyo número aumenta con el tamaño del animal, lo que lo hace un carácter poco constante y sin utilidad diagnóstica. Este órgano perforado es característico de Hemicordados y Cordados (al menos en forma vestigial) y representa para la mayoría de los autores la mayor evidencia de relaciones de parentesco entre estos dos Phyla. Lang (1898) discutió la posibilidad de que se trate de una convergencia, ya que en Hemicordados la región esofágica y faríngea correspondería a un estomodeo, derivada del ectodermo, y en Cordados es típicamente endodérmica. Sin embargo, Dawydoff (1948) ha desechado esa posibilidad, aduciendo que la faringe es de origen endodérmico en su mayor parte.

Nuestras observaciones morfológicas y funcionales nos permiten apoyar la idea de que la faringe perforada de *P. flava* es principalmente un órgano respiratorio que permite el flujo de agua que entra por la boca, a través de la branquia, al exterior, ayudando al mismo tiempo a movilizar el sedimento a través de la región digestiva, pero sin jugar un rol activo en la selección ni ingestión de partículas. Se puede sugerir que ha alcanzado una especialización mayor que la faringe perforada de los Urocordados que sirve a ambos propósitos. En esto se asemeja más funcionalmente a faringotremia de cefalocordados y cordados. Si la proposición de Dawydoff (op. cit.) sobre la homología en el origen de estas estructuras es aceptada, este carácter sería el más valioso indicador de afinidades filogenéticas entre Hemicordados y Cordados.

11. CELOMA

La disposición tripartita del celoma es evidente en todos los especímenes estudiados, correspondiendo a la organización trichelomada normal de los deuterostomados. De acuerdo a esto cada división del cuerpo, pro-, meso- y metasoma, tiene su propio celoma. Existe un solo saco celómico en la región posterior de la probóscide, comunicado al exterior por un poro medio-dorsal. Morfogénicamente el mesosoma y metasoma tienen sacos celómicos pares, de los cuales derivan los numerosos compartimientos que en el adulto ocupan la cavidad del cuerpo, contienen los órganos y forman pequeños sacos celómicos, como por ejemplo en las barras linguales de la faringe. En general, se confirma que las cavidades están frecuentemente reducidas por la invasión de tejido conjuntivo o de soporte, ya que como una peculiaridad de este grupo la pared celómica da origen al tejido muscular y conjuntivo (Dawydoff, 1948).

El celoma de la probóscide tiene su lado parietal aplicado contra el epitelio del cuerpo, su lado visceral recubre el divertículo de la cavidad bucal y los órganos de la base de ésta. El celoma en la región basal de la probóscide muestra una organización bilateral, dividido en dos compartimientos ventrolaterales que en algunos *Ptychodera* se prolongan dentro

del tallo de la probóscide, originando en el techo de la boca el órgano racemoso, ausente en los especímenes estudiados (ver más arriba discusión sobre Clasificación).

No existe ninguna continuidad entre el celoma de la probóscide y los celomas del collar. Cada uno de éstos se comunica al exterior por medio de un poro y por los canales del collar, o celomoductos, que se observan en forma de media luna al corte transversal y que desembocan en la primera hendidura branquial. El celoma del collar sufre una serie de invaginaciones, formando las llamadas cavidades perifaríngea y perihemal (Lang, 1898), divertículos o celomas perifaríngeo y perihemal (Dawydoff, 1948), o espacios perifaríngeo y perihemal (Hyman, 1959), que se ubican entre la cavidad bucal y el celoma del collar, y bajo la cuerda del collar respectivamente.

En la región branquiogenital del tronco hay septos laterales longitudinales que dividen el celoma en dos cámaras, una dorsal y otra ventrolateral. En éstas se alojan las gónadas. Se ha sugerido que los septos laterales contribuyen a alimentar las gónadas al conducir hacia la región genital la circulación por medio de los vasos sanguíneos laterales, inmersos en los septos (Dawydoff, 1948). El celoma se prolonga además hacia las barras linguales, dentro de las cuales hay una cavidad interna.

Los celomas de la región hepática y post-hepática del tronco están separados por los mesenterios dorsal y ventral en dos cámaras laterales virtuales, ocupadas por el tubo intestinal, musculatura y tejido conjuntivo. No existen aberturas al exterior.

12. SISTEMA CIRCULATORIO

Los dos vasos principales longitudinales, dorsal y ventral, tienen circulación en sentidos opuestos, hacia adelante y atrás respectivamente. Estos son claramente visibles en el tronco anterior en los mesenterios dorsal y ventral respectivamente, aunque pequeños y generalmente vacíos en el tronco posthepático. La sangre llega por el primero al seno venoso del collar, de allí al seno central y finalmente al glomérulo en la probóscide. De aquí, supuestamente libre de desechos metabólicos, una parte de la sangre irriga la probóscide vía arterias eferentes y

lagunas. Otra parte pasa hacia atrás por medio de las arterias glomerulares eferentes, que a la altura de la faringe se denominan vasos perifaríngeos, que en los cortes transversales se aprecian llenos de sangre o vacíos. Estos forman un anillo que rodea la boca, para fusionarse ventralmente en el vaso ventral. Este vaso lleva la sangre hacia atrás y comunica a lagunas o plexos subepidérmicos que supuestamente corren ventrodorsalmente. Estos plexos irrigan los órganos internos, principalmente el intestino y el aparato branquial, para reunirse nuevamente en el vaso dorsal. La abundancia de lagunas y plexos hace de éste un sistema circulatorio abierto.

13. SISTEMA DIGESTIVO

El tubo digestivo se inicia con la boca, en la región ventral anterior del collar, en la unión con el pedúnculo de la probóscide. La cavidad bucal está sostenida en parte por los crura del esqueleto de la probóscide. Se continúa en la faringe, que anteriormente se prolonga en el divertículo bucal o estomocorda, un conducto ciego, que no cumple funciones digestivas. Esta faringe, altamente especializada, se separa longitudinalmente en forma parcial en dos partes, una dorsal respiratoria (ver faringotremia, más arriba) y una ventral propiamente digestiva. Está recubierta por un epitelio homogéneo, ciliado, de células altas, sin pliegues. Se continúa en el esófago, en la parte postbranquial de la región branquiogenital. Este es un tubo amplio, con numerosos repliegues, cubierto por un epitelio ciliado. El intestino que le sigue es llamado hepático, a causa de las numerosas evaginaciones o saculaciones hepáticas, dispuestas dorsalmente en dos series longitudinales. El epitelio secretor, muy grueso, de estas cavidades sugiere una función digestiva importante. El intestino abdominal que sigue a la región hepática es un tubo cuyo lumen tiene marcados pliegues longitudinales. Entre éstos se distinguen claramente en la parte dorsal dos repliegues intestinales longitudinales, de ubicación simétrica, cada uno de los cuales va acompañado de un surco ciliado, con cilios de mayor longitud que el resto del epitelio. Estas estructuras, características de la familia, no tienen una función conocida, aunque probablemente facilitan

el movimiento del agua en el tubo digestivo. Finalmente, en esta región hay un repliegue o banda de tejido que se extiende entre el intestino y la pared ventral del cuerpo, denominada pigocorda ("pygochord", Willey, 1899a, *in* Hyman, 1959). La función de esta estructura tampoco es conocida, aunque se ha sugerido que se trata de un vestigio de sifón (Punnett, 1903).

14. HÁBITAT Y FAUNA ACOMPAÑANTE

La madriguera, generalmente un tubo en U, es excavada evitando las zonas con sustrato más reductor, de color oscuro, y frecuentemente en zonas con bloques de rocas. Su extremo posterior es fácilmente identificado por la espira fecal en la superficie del sustrato. Estas madrigueras rara vez sobrepasan los 40 cm de profundidad, y en algunos casos son extremadamente abundantes, lo que induce a pensar que estos organismos tienen un importante rol en la economía del bentos, en la faja que habitan, localizada entre aproximadamente 8 y 18 m del supralitoral. Esta misma área es compartida por otros organismos cavadores como *Golfingia* y *Urechis*, cuyas madrigueras son más gruesas. Las posibles relaciones funcionales entre estas especies y las restantes 47 especies identificadas en los transectos realizado con fines descriptivos son desconocidas y merecen ser investigadas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer a la Dra. Tagea Björnberg, Sao Paulo, quien facilitó desinteresadamente importante bibliografía, imprescindible para entender este grupo de animales, a los Drs. M. G. Hadfield y P. Scheuer, de la Universidad de Hawai, Manoa, por su ayuda con la identificación inicial de especímenes. En la Universidad de Concepción, a la Sra. Marta Amín y Srta. Maya Delpín, por su apoyo en aspectos técnico-histológicos, al profesor Luis Coloma, por sus valiosas sugerencias en la descripción y discusión de los aspectos histológicos, al profesor Hugo Moyano, por la lectura y sugerencias al manuscrito, al profesor Franklin Carrasco y al Sr. Raúl Soto, por la

ayuda en la identificación de fauna asociada, y a la Srta. Elvira Solar S., por la ayuda en el manejo del procesador de textos. Este trabajo es parte de la Tesis de Magister en Zoología del primer autor, financiado por la Dirección de Investigación de la Universidad de Concepción a través del Proyecto DIC 20.38.10, al Investigador Principal A. Larraín.

BIBLIOGRAFIA

- AHUMADA, R. y L. CHUECAS. 1979. Algunas características hidrográficas de la Bahía de Concepción (36°40'W; 73°02'N) y áreas adyacentes, Chile. *Gayana (Misc.)* 8: 1-56.
- ASHWORTH, R. B. and M. J. CORMIER. 1967. Isolation of 2,6-Dibromophenol from the marine Hemichordate, *Balanoglossus biminiensis*. *Science* 155: 1558-1559.
- BARNES, R. D. 1984. *Zoología de los Invertebrados*. Nueva Editorial Interamericana S. A. México, D.F. 3ª Edic. 826 págs.
- BARNES, R. D. 1989. *Zoología de los Invertebrados*. Nueva Editorial Interamericana S. A. McGraw-Hill. 5ª Edic. 957 págs.
- BARRINGTON, E. J. 1965. *The Biology of Hemichordata and Protochordata*. Oliver & Boyd. 167 págs.
- BATESON, W. 1885. The later stages in the development of *Balanoglossus kowalevskii*, with a suggestion as to the affinities of the Enteropneusta. *Quart. Jour. Microsc. Sci.* págs. 81-122.
- BEKLEMISHEV, W. N. 1969. Principles of comparative anatomy of invertebrates. Vol. I. Promorphology. 490 págs. Vol. II. Organology. 529 págs. Oliver & Boyd.
- BJÖRNBERG, T. K. S. 1953. On a *Balanoglossus* from the coast of Paraná, Brasil. *Dusenya IV* (2): 127-173.
- BRUSCA, R. C. and G. J. BRUSCA. 1990. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 922 págs.
- BUCHSBAUM, R. 1948. *Animals without backbones*. An Introduction to the Invertebrates. The University of Chicago Press, Chicago. 405 págs.
- BULMAN, O. M. B. 1970. Part V. Graptolithina with sections on Enteropneusta and Pterobranchia. in: C. Teichert, ed. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. V1-V167. The Geological Society of America, Inc. and The Univ. of Kansas Press.
- CARRASCO, F. D. 1986. Conjuntos faunísticos de Anélidos y sus variaciones temporales en el macrobentos de la Bahía de Concepción, Chile. Xerocopiado. Tesis para optar al grado de Magister en Ciencias Mención Zoología. 78 págs.
- DAKIN, W. J. 1916. The behaviour of an Enteropneust. *Science*, N. S. Vol. 41.
- DAWYDOFF, G. 1948. Classe des Entéropneustes, págs. 24-453. in: P.P. Grassé ed. *Traite de Zoologie-Anatomie-Systematique-Biologie*. Tome XI. Echinodermes-Stomocordés-Procordés. 1077 págs.
- DE JORGE, F.B., P. SAWAYA, J. A. PETERSEN and A. S. DITADI. 1965. Iodine: Accumulation by *Balanoglossus gigas*. *Science* 150: 1182-1183.
- ESCHSCHOLTZ, F. 1825. Bericht über die zoologische Ausbeute der Reise von Kronstadt bis St. Peter und Paul. *Isis von Oken für 1825*, Heft 6.
- GRAVIER, CH. 1905. Sur le *Ptychodera erytraea* Spengel. *Bull. Soc. Philom. Paris*, T. 7.
- HILL, J. P. 1897. The Enteropneusta of Funafuti. *Mem. Australian Mus.*, Vol. 3.
- HYMAN, L. H. 1959. The invertebrates: smaller coelomate groups: Chaetognatha, Hemichordata, Pogonophora, Ectoprocta, Brachiopoda, Sipunculida, The coelomate Bilateria, Vol. 5. McGraw-Hill, New York. 783 págs.
- IVANOVA-KASAS, O. M. 1984. On the problem of the origin of Chordates. *Zoologicheskii Zhurnal*, 63 (4): 485-492.
- KLUNZINGER, C. B. 1902. Über *Ptychodera erytraea* Spengel aus dem Rothen Meere. *Verh. D. Zool. Ges.*
- KNIGHT-JONES, E. 1952. Nervous system of *Saccoglossus cambrensis*. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*. 236 B.
- LANG, A. 1898. *Traité d'Anatomie Comparée et de Zoologie*. Mollusques-Echinodermes. Masson & C^{ie} Editeurs. Tome Deuxième. 577 págs.
- MEGLITSCH, P. A. 1978. *Zoología de los Invertebrados*. H. Blume Ediciones. 306 págs.
- NISHIKAWA, T. 1977. Preliminary report on the biology of the enteropneust, *Ptychodera flava* Eschscholtz, in the vicinity of Kushimoto, Japan. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 23 (6): 393-419.
- PAPAVERO, N. 1971. Essays on the history of Neotropical Dipteropneust, with special reference to collectors (1750-1905). Vol. I. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo. 216 págs.
- PUNNETT, R. C. 1903. The Enteropneusta. The fauna and geography of the Malvine and Laccadive Archipelagoes, Vol. 2, Part 2. Cambridge.
- RAO, K. P. 1952. Significance of variation in *Ptychodera flava*. *Evolution*, Vol. 6: 342-343.
- RAO, K. P. 1962. Enteropneusta from the East Coast of India, with a note on the probable course of distribution of *Ptychodera flava*. *Proc. Indian Ac. Sci.*, vol. 55, págs. 224-232, maps 1-3.
- REMANE, A., V. STORCH y U. WELSCH. 1980. *Zoología Sistemática*. Clasificación del reino animal. Eds. Omega, S.A. Barcelona. 637 págs.
- ROMER, A. 1967. *The vertebrate body*. 3ª Edic. W. B. Saunders Company. 627 págs.
- SCHELTEMA, R. S. 1987. Adaptations of *Ptychodera flava* and *Ptychodera bahamensis* (Enteropneusta: Ptychoderidae) for dispersal and colonization. *Biological Oceanography* 5: 85-97.
- SCHMARD, L. K. 1871-72. *Zoologie*. Wien, 2 vols.
- SPENGLER, J. W. 1893. Die Enteropneusten des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Monogr. 18. XXII, 758 págs.
- SPENGLER, J. W. 1903. Neue Beiträge zur Kenntniss der Enteropneusten. I. *Ptychodera flava* Eschsch. von Laysan. *Zool. Jahrb., Abt., Anat.*, Bd. 18.
- SPENGLER, J. W. 1904. Neue Beiträge zur Kenntniss der Enteropneusten. II. *Ptychodera flava* von Funafuti (Ellice-Gruppe). *Zool. Jahrb. Abt., Anat.*, Bd. 20.
- SPENGLER, J. W. 1905. Eine wieder aufgefundenene Enteropneusten-Art (*Balanoglossus tricollaris* Schmarda). *Zool. Anz.*, Bd. 28.
- STORER, T. y R. USINGER. 1961. *Zoología General*. Edic. Omega, S. A. Barcelona. 1003 págs.

- TREWAVAS, E. 1931. Enteropneusta. Great Barrier Reef Exp. 1928-29. Sc. Rep., Vol. 4 (2). London.
- VAN DER HORST, C. J. 1930. Observations on some Enteropneusta. Papers from Dr. Mortensen's Pacific Expedition 1914-16. Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren., Bd. 87.
- VAN DER HORST, C. J. 1932. Die Enteropneusten-Gattung *Ptychodera*. Zool. Anz. Bd. 99.
- VAN DER HORST, C. J. 1934. Hemichordata. *in*: H.G. Bronn's, Klassen und Ordnungen des Tierreichs Bd 4, abt. 4, buch 2, t. 2: 1-737.
- WILLEY, A. 1897. On *Ptychodera flava*. Quart. Jour. Microsc. Sci. 42.
- WILLEY, A. 1899. Enteropneusta from the South Pacific, with notes on West Indian species. Willey's Zoological Results. Pt. III. Cambridge.

(Se terminó de imprimir en diciembre 1992)